Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät
der Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

vorgelegt

von

Erich Theune
aus Pfaffendorf (Prov. Brandenburg).

Mit 1 Doppeltafel und 26 Abbildungen im Text.

Halle a. d. Saale.
1916.

Referent: Prof. Dr. G. Karsten.

Tag der mündlichen Prüfung: 10. März 1916.

Erscheint auch in: „Beiträge zur Biologie der Pflanzen". Begründet von F. Cohn, herausgeg. von F. Rosen, Bd. XIII, S. 283 ff. Die Seitenzahlen sind beibehalten.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 285

II. Spezieller Teil 287

1. Arachis hypogaea 287
Beschreibung der Pflanze 287
Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 288
Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 298

2. Kerstingiella geocarpa 303
Beschreibung der Pflanze 303
Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 304
Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 311

3. Trifolium subterraneum 316
Beschreibung der Pflanze 316
Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 317
Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 324

4. Okenia hypogaea 329
Bau und Biologie der Pflanze 329
Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung 332

III. Zusammenfassende biologische Betrachtungen 341

1. Resultate der vergleichenden Untersuchungen 341
2. Biologische Bedeutung der Geokarpie 343

Literaturverzeichnis 345

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546024_0050

Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen.

Von **Erich Theune.**

(Mit Tafel IX.)

I. Einleitung.

Als geokarpe Pflanzen bezeichnen wir nach Treviranus (1) solche, die ihre Früchte in der Erde zur Entwicklung und Reife bringen, gegenüber den normalen aërokarpen Gewächsen. Daneben haben wir nach Treviranus noch amphikarpe Pflanzen zu unterscheiden, das sind solche, die neben normalen oberirdischen Früchten auch unterirdische entwickeln. Die Zahl der geokarpen Pflanzen ist nicht groß, man kennt jetzt gegen 20 Arten, die diese eigenartige Erscheinung zeigen. Huth (2) zählte 16 Arten auf, darunter allein sechs aus der Familie der Leguminosen. In den letzten Jahrzehnten wurden einige neue Fälle von Geokarpie beobachtet, so von Bureau (3) bei Ficus Ti-Kona, von Lindman (4) bei Callitriche deflexa, von Harms (5) bei Kerstingiella geocarpa. Bei einigen der Pflanzen, die Huth als geokarp bezeichnet, liegen zu ungenaue Beobachtungen vor, um sie als rein geokarp zu bezeichnen, nur von wenigen ist Genaueres bekannt. Es sind dies die Papilionaceen Arachis hypogaea, Voandzeia subterranea, Kerstingiella geocarpa und Trifolium subterraneum, ferner die Crucifere Morisia hypogaea und die Nyctaginee Okenia hypogaea. Die biologisch interessante Erscheinung der Geokarpie ist schon seit 300 Jahren von Arachis hypogaea bekannt, aber nur gelegentliche Bemerkungen beschäftigen sich mit dieser Eigenart, trotzdem verschiedene dieser Pflanzen weit verbreitete Kulturpflanzen sind, wie Arachis hypogaea und Voandzeia subterranea. Die einschlägige Literatur ist bis 1891 in der zitierten Abhandlung von Huth (2) zusammengestellt und von ihm in einer zweiten Abhandlung (6) ergänzt bis 1895. Erst in neuerer Zeit sind genauere biologische Beobachtungen und einige anatomische Untersuchungen ausgeführt worden.

Am meisten bekannt ist von Arachis hypogaea. Charles Darwin (7) beschreibt die Geokarpie bei dieser Pflanze und versucht auch experimentell eine Erklärung der Erscheinung zu bekommen. Stockton-

Pettit (8) bearbeitet einige biologische Eigentümlichkeiten und beschreibt die anatomischen Verhältnisse bei der reifenden Frucht und der Wurzel. Richter (9) untersucht die Verhältnisse bei der Keimung, den Bau der Wurzel, die Blütenverhältnisse und stellt auch einiges über die Fruchtbildung fest. Van der Wolk (10) bringt Beiträge zur Physiologie der Ernährung der Frucht. Über Kerstingiella geocarpa lagen in der Hauptsache bisher nur Beobachtungen des Entdeckers und Beschreibungen von Harms (5) nach konserviertem Material vor. Das Eindringen des Blütenköpfchens von Trifolium subterraneum wurde von verschiedenen Beobachtern beschrieben, so von Charles Darwin (7), der auch bei dieser Pflanze genauere Beobachtungen und Experimente anstellte. Gibelli und Belli (11) schildern in ihren systematischen Abhandlungen über die Gattung Trifolium auch die biologischen Eigentümlichkeiten von T. subterraneum, sie fügen auch ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis bei. Über die Verhältnisse bei Voandzeia subterranea findet man nur gelegentliche Bemerkungen, nur Van der Wolk (10) untersucht die morphologischen und physiologischen Verhältnisse bei der unterirdischen Frucht genauer. Eine Schilderung der biologischen Verhältnisse und der morphologisch-anatomischen Eigentümlichkeiten des Eindringungsmechanismus von Okenia hypogaea gibt Karsten (12). Das Eindringen der Früchte von Morisia hypogaea in die Erde beschreibt Pampaloni (13), er versucht auch durch Experimente eine Erklärung zu erlangen.

Es war mein Ziel, durch eigene Beobachtungen die Verhältnisse beim Eindringen der Früchte in die Erde bei den sechs wichtigsten geokarpen Pflanzen genauer festzustellen und die vorliegenden anatomischen Besonderheiten zu untersuchen. Beet- und Topfkulturen von Arachis hypogaea im Botanischen Garten zu Halle lieferten mir das nötige Material, ebenso Beetkulturen im Garten und Topfkulturen im Gewächshaus und Laboratorium die erforderlichen Pflanzen von Trifolium subterraneum. Den Samen von Kerstingiella geocarpa erhielt ich von Herrn Professor Dr. Volkens in Berlin, dem ich auch an dieser Stelle dafür meinen Dank ausspreche. Wegen der unterbrochenen Verbindungen mit unseren Kolonien erhielt ich leider den von mir erbetenen Samen von Voandzeia subterranea nicht mehr, auch gelang es mir nicht, aus Italien keimfähigen Samen von Morisia hypogaea zu erhalten. Der Liebenswürdigkeit meines verehrten Lehrers Herrn Professor Dr. Karsten verdanke ich reichliches konserviertes Material von Okenia hypogaea von seiner Forschungsreise durch Mexiko, wofür ich ihm auch hier meinen Dank ausspreche, ebenso für verschiedene persönliche Mitteilungen über die Biologie der Pflanze auf Grund seiner Notizen.

Die Kulturen wurden in den Sommern 1914 und 1915 gezogen, das Material zu den anatomischen Untersuchungen teils in verdünntem Alkohol, teils in Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert. Größtenteils wurden Mikrotomschnitte hergestellt, seltener Handschnitte. Die Einbettung der Objekte geschah meistens in Paraffin, bei zäheren Objekten, wie älteren Fruchtstadien, erwies sich eine Mischung von Paraffin mit Ceresin als gut geeignet. Die Mikrotomschnitte stellte ich mit dem Jungschen Schlittenmikrotom in einer Dicke von 10—20 μ her. Zum Färben der Objekte wurde größtenteils Hämatoxylin nach Delafield verwendet, dann auch Hämatoxylin nach Heidenhain, und Kongorot, bei Geweben mit verholzten Elementen Fuchsin-Pikrinsäurelösung nach Altmann, und Anilinblau. Die Zeichnungen sind größtenteils mit dem Leitz'schen Zeichenapparat entworfen.

II. Spezieller Teil.

1. Arachis hypogaea.

Beschreibung der Pflanze.

Arachis hypogaea L., zu den Hedysareen gehörend, ist eine einjährige Kulturpflanze, die in den tropischen und subtropischen Ländern der alten und neuen Welt weite Verbreitung gefunden hat. Im wilden Zustand ist sie unbekannt. Harms (14) ist der Meinung, daß sie wahrscheinlich keine eigene Art ist, sondern eine Kulturform, die im Lauf von Jahrhunderten aus einer der bekannten sechs wilden Arten Brasiliens herangebildet ist. Vielleicht ist A. prostata Benth. die Stammpflanze. Man kennt zwei Varietäten von A. hypogaea, eine aufrechte und eine niederliegende, mir standen Pflanzen der ersteren Form zur Verfügung. Die Pflanze gedeiht am besten auf lehmhaltigem Boden und verlangt ausreichende Feuchtigkeit. In unserm Botanischen Garten werden die Samen Anfang März ausgesät, zunächst im Warmhaus in Töpfen zur Entwicklung gebracht und nach Eintritt wärmeren Wetters im Freien in Kästen gepflanzt, in denen sie gut gedeihen und bis in den Oktober hinein ein gutes Aussehen behalten; bis zur Fruchtreife gelangen die Pflanzen bei uns im Freien aber nicht.

A. hypogaea hat einen starken Hauptsproß, der an der Basis rund, nach oben zu kantig ist und am Grunde eine größere Zahl von fast ebenso starken Seitenzweigen erzeugt, die teils dicht über dem Boden, teils unter dem Boden entspringen und sich meist erst nach mehr oder weniger langem, horizontalem Verlauf nach oben biegen. Alle Sprosse sind reichlich beblättert, die Blätter sind paarig gefiedert und haben vier verkehrt-eiförmige Folioli, die ganzrandig und auf der Unterseite behaart sind; am Grunde tragen sie zwei große Nebenblätter. Die Pflanze entwickelt eine starke Hauptwurzel, von der

zahlreiche, weit verzweigte Seitenwurzeln entspringen. Wie schon Stockton-Pettit (8) feststellte, fehlen die Wurzelhaare vollständig, die Absorptionszone der Wurzel hat dafür ein flockig losgelöstes Oberflächengewebe, dem die Epidermis fehlt. Richter (9, S. 10) hat die absorbierende Funktion dieser Zone, die in ihrer Lage ganz der Zone der Wurzelhaare entspricht, unzweifelhaft festgestellt. Wurzelknöllchen sind nach den Angaben verschiedener Autoren in den Kulturgebieten stets zu beobachten, bei unseren Pflanzen waren sie nicht zu finden, da unserm Boden wahrscheinlich die typischen Wurzelbakterien fehlen. In den Blattwinkeln entspringen die armblütigen, 2—4 Blüten tragenden Infloreszenzen, die nach Engler (15, S. 116) als dichte sitzende Ähren zu bezeichnen sind. Die Blüten eines Blütenstandes entfalten sich nacheinander, beim Aufblühen der ersten Blüte ist die dritte oder vierte noch in sehr jungem Knospenstadium zu finden. Die mittelgroße gelbe bis orangefarbene Blüte verblüht sehr bald, ihre Lebensdauer beträgt meist nur einen Tag. Nach dem Abblühen beginnt sich der kleine, tief im Grunde der Kelchröhre sitzende Fruchtknoten zu strecken. Umbiegung nach dem Erdboden zu und starkes Längenwachstum führen zum Einbohren des Fruchtknotens in die Erde, wo die endgültige Ausbildung der Frucht erfolgt. Diese hat eine längliche Gestalt und enthält 2—3 Samen, mitunter auch mehr, zwischen denen sich starke Einschnürungen bilden. Die Oberfläche der Frucht zeigt eine netzartige Zeichnung durch die darin verlaufenden Gefäßbündel mit zahlreichen Zwischenverbindungen. Auf der Oberseite befindet sich ein Kiel, der in die hakig nach unten gekrümmte Spitze ausläuft. Ein Aufspringen der Frucht findet nach den Angaben verschiedener Autoren nicht statt.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die Blüte von Arachis hypogaea ist als sitzend zu bezeichnen, nur ungefähr vier Zellagen befinden sich zwischen der Ansatzstelle und dem Fruchtknoten, wie ein Längsschnitt durch eine vor dem Aufblühen stehende Knospe zeigt (Abb. 1). Eigentümlich ist der Blüte ein sehr langer, behaarter Kelchtubus, der im Knospenstadium noch kurz ist, sich aber beim Aufblühen schnell bis zu 20 mm verlängert. Nach oben läuft er in die fünf Kelchzipfel aus, von denen vier zu einer Oberlippe verwachsen sind und der untere freie die Unterlippe bildet. An der oberen Erweiterung des Kelchtubus sitzen ihm die fünf Blütenblätter und die geschlossene Staubblattröhre an. Die Blüte hat die den Papilionaceen charakteristische Form und ist gelb bis orangefarben. Das Vexillum bedeckt zunächst Alae und Carina, richtet sich beim Aufblühen aber senkrecht auf. Die Carina ist ziemlich klein und wird von den Alae ganz umschlossen. Die Staub-

fäden sind nur im oberen Drittel frei, die Antheren einer Blüte sind verschieden ausgebildet, worauf schon Kurtz (16) hinweist. Die

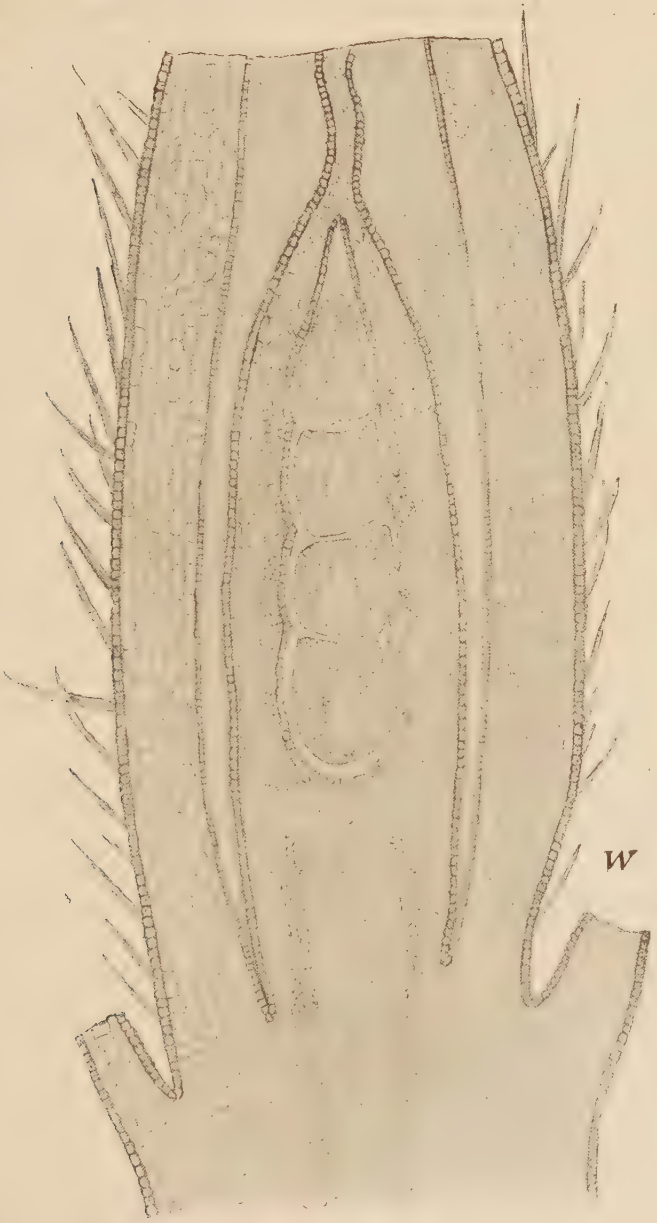


Abb. 1. $\frac{50}{1}$.

Theken enthalten reichlich Pollenkörner, die kugelig oder etwas gestreckt sind und eine Längsriefe zeigen. Tief im Grunde des Kelch-

tubus sitzt der kleine oberständige Fruchtknoten, der eine langgestreckte Form hat und im Innern 2—4 Samenanlagen an parietaler Plazenta trägt. An der Spitze befindet sich der lange fadenförmige Griffel, der etwas median nach vorn verschoben ist. An der Einengung des Kelchtubus vor seiner Erweiterung ist der Griffel zu einer Umbiegung gezwungen. Am oberen Ende ist er einseitig behaart, die Narbe ist einfach zungenförmig und zeigt nur schwache Papillenbildung.

Über die blütenbiologischen Verhältnisse herrschte sehr lange Unklarheit. Es steht jetzt fest, daß Arachis außer oberirdischen chasmogamen Blüten auch unterirdische kleistogame besitzt. Erst Stockton-Pettit (8, S. 281) weist kurz darauf hin, daß aus dem Vorhandensein von Früchten, die ihren Ursprung an unterirdischen Teilen von Seitenzweigen haben, auf Blüten geschlossen werden muß, die sich unterirdisch entwickeln und geschlossen befruchtet werden. Richter (9, S. 23) hat genauere Beobachtungen in dieser Richtung angestellt und kommt zu dem Schluß, „daß sich Arachis hypogaea gegenwärtig in einem Übergangsstadium von Chasmogamie zu Kleistogamie befindet. Das Stadium der Fremdbestäubung, das man doch für Arachis als das primäre annehmen muß, erscheint bereits vorüber.“ Auf Grund zahlreicher Beobachtungen kann ich die von Richter festgestellten Tatsachen bestätigen.

Die oberirdischen Blüten erschienen bei unseren Kulturpflanzen schon ziemlich früh, die ersten schon 1½ Monate nach der Aussaat, als die Pflanzen noch verhältnismäßig klein waren und die ersten Seitenzweige entwickelten. Sie werden nach und nach in großer Zahl gebildet bis in den Herbst hinein, und zwar so, daß an einer Pflanze täglich höchstens 3—4 Blüten zu finden sind. Die lebhaft gefärbte Blüte von mittlerer Größe öffnet sich meist des Morgens zwischen 8 und 9 Uhr, am andern Morgen ist sie meistens schon verblüht, selten ist eine Blüte 1½ bis 2 Tage offen zu finden. Richter (9, S. 19) hat durch umfangreiche Zählungen festgestellt, daß jede Pflanze in durchschnittlich 62tägiger Blütezeit 60,6 Blüten trägt, also täglich durchschnittlich eine Blüte. Die ansehnliche Blüte, deren Vexillum auch orangefarbene „Saftmale“ trägt, läßt auf Insektenbestäubung schließen, aber nähere Untersuchungen des Blütenbaues zeigen schon ihre Unmöglichkeit. Die Carina umschließt die inneren Blütenteile ziemlich fest, so daß es nur bei starkem Druck gelingt, sie daraus zu entfernen. Die Schwere des Insektenkörpers dürfte dazu nicht ausreichen; oft gelang mir die Freilegung der Staubfadenröhre erst nach so heftigem Druck, daß die Carina sich in ihre Hälften spaltete. Auch die den Papilionaten eigentümlichen Einrichtungen für die Insektenbestäubung, wie Griffelbürste, Klapp- oder

Nudelpreßmechanismus u. dgl. fehlen, wie schon Knuth (17) auf Grund Loew'scher Beobachtungen feststellt. Knuth nimmt daher ausschließlich Autogamie an. Es ist mir ebenso wie Richter (9, S. 24) nicht gelungen, den Besuch von Insekten, die für die Bestäubung in Frage kämen, zu beobachten. Im Laboratorium stehende Topfpflanzen entwickelten genau wie die Beetpflanzen Früchte, trotzdem Insektenbesuch hier als ausgeschlossen gelten kann. Mehrere der in Beeten gezogenen Pflanzen wurden auch vor Beginn ihrer Blütezeit mit engmaschigen Drahtgazekästen bedeckt. Ein Besuch von bestäubenden Insekten muß auch unter diesen Umständen als ausgeschlossen gelten, und doch bildeten sich in ganz normaler Weise Früchte. Diese Anzeichen deuten also auf Autogamie hin. Auch diese scheint oft ausgeschlossen zu sein, da die Lage der inneren Blütenteile eine ungünstige ist, worauf schon Richter (9, S. 25) hinwies. Bei der nahezu horizontalen Stellung der Blüte kann eine Selbstbestäubung nur stattfinden, wenn die Narbe zwischen den Antheren liegt oder senkrecht darunter. Bei zahlreichen Blüten reicht die Narbe aber nicht einmal aus der Filamentröhre heraus; nach Richters Feststellungen sind nur 39% der Blüten so gebaut, daß Autogamie möglich ist. Es war mir nicht möglich, die Bestäubungsverhältnisse völlig klar zu legen. Bei einer Reihe von Blüten konnte mittels der Lupe Pollen auf der Narbe gefunden werden, der Pollen trieb auch auf Zuckerlösung von 20—25% Pollenschläuche, aber trotz Untersuchung zahlreicher Mikrotomschnitte konnte ich keine auf der Narbe gekeimten Pollenschläuche nachweisen. Die Mehrzahl der oberirdischen Blüten entwickelte sich in Blattwinkeln in geringer Höhe über dem Erdboden, die meisten an den Seitenzweigen, jedoch nicht ausschließlich an diesen, wie Stockton-Pettit beobachtet haben will; auch aus den tiefer stehenden Blattwinkeln des Hauptsprosses entspringen nach und nach zahlreiche Blüten. Auch in größeren Höhen entwickeln sich noch Blüten, ich habe sie bis zu 20 cm über dem Erdboden gefunden, eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens fand bei diesen aber nicht statt, die höchsten Insertionsstellen fruchtbildender Blüten habe ich 9 cm über dem Erdboden gefunden, in 5 cm Höhe fand ich sie noch ziemlich zahlreich, während Richter (9, S. 24) in 1½ bis 2½ cm die höchsten Ansatzstellen gefunden haben will. Die Blütenanlagen in größerer Entfernung als 20 cm über dem Erdboden kamen nicht zur Entwicklung.

Die unterirdischen Blüten von Arachis hypogaea sitzen an den unterirdischen Teilen des Hauptsprosses und der gebogenen Seitenzweige. Diese kriechen zuerst ein Stück auf dem Boden hin, ehe sie sich aufrichten, die horizontalen Teile sind oft teilweise oder ganz mit Erde bedeckt, durch den Regen werden sie häufig in ihrem unteren

Teile ganz vergraben. Auf ihrer Unterseite stehen nun zwischen blassen, schmalen, schuppenartigen Blättern die kaum auffallenden unterirdischen Blüten, die sich, wie schon Richter (9, S. 27) hervorhebt, im Bau kaum von den oberirdischen unterscheiden. Sie gleichen in ihrem Aussehen oberirdischen Knospen, bleiben klein, blaßgelb und dicht geschlossen, der Kelchtubus ist nur kurz. Der Pollen kann hier leicht auf die Narbe gelangen, da diese fast immer mitten zwischen den Antheren steht. Der Länge nach durch die Blüte geführte Mikrotomschnitte zeigten, daß die Theken weniger Pollenkörner enthalten als die der oberirdischen Blüten, die Pollenkörner zeigen aber dieselbe Größe, durchschnittlich 30—32 μ. Keimung von Pollen auf der Narbe oder schon in den Pollenfächern, wie sie bei verschiedenen kleistogamen Blüten zu finden ist, habe ich nicht beobachten können. Daß auch Übergänge von kleistogamen zu chasmogamen Blüten zu finden sind, konnte schon Richter (9, S. 27) feststellen. Die unterirdisch inserierten Blüten drangen bei nicht zu tiefer Ansatzstelle mitunter durch die Erde und entfalteten sich direkt über dem Erdboden, andere drangen nur teilweise durch und öffneten sich nicht, sondern färbten sich nur lebhafter. Diese Erscheinung kann man auch künstlich herbeiführen. Ich setzte eine Pflanze in einen tieferen Topf und höhte die Erde rund um die Pflanze um 2—3 cm auf. Die dicht vor dem Aufblühen stehenden Knospen blieben unter der Erde geschlossen und entwickelten den Fruchtknoten im übrigen normal weiter, einige Knospen drangen durch den Erdboden und entfalteten sich in oben beschriebener Weise. Bei einer anderen im Topf gezogenen Pflanze legte ich die unteren Seitenzweige und den untersten Teil des Hauptsprosses durch Entfernung der Erde bloß, so daß die unterirdischen Blüten dem Licht ausgesetzt wurden. Einige verloren ihr blasses Aussehen, wurden lebhaft gelb wie die normalen Blüten und zwei davon öffneten sich halb, das Vexillum blieb aber in schräger Lage und richtete sich nicht senkrecht auf wie bei den normalen oberirdischen Blüten. Die Reduktion der unterirdischen Blüten geschieht also wegen Lichtmangels, wie Goebel (18) an anderen kleistogamen Blüten nachwies. Daß der Pollen der unterirdischen Blüten dieselbe Keimfähigkeit in 20—25prozentiger Rohrzuckerlösung zeigt, wie schon Richter (9, S. 27) feststellt, konnte ich bestätigen. Ich habe auch mit Hilfe der Lupe Pollen auf der Narbe gefunden, aber auch hier gelang es mir nicht, auf Schnitten gekeimte Pollenschläuche zu beobachten. Bei der Auszählung der entwickelten Früchte an den im Herbst aus den Beeten genommenen Pflanzen konnte ich feststellen, daß meist nur 4—6 Früchte oberirdisch inseriert waren, die meisten waren unterirdisch hervorgewachsen. Einige häufiger auftretende Verhältniszahlen waren: 18 + 4, 12 + 4, 11 + 5, 11 + 6, 12 + 5, 8 + 3, 11 + 2.

Wir beobachten also ein gewisses Überwiegen der Früchte, die aus unterirdischen Blüten entstehen. Bei vielen der Pflanzen, die ich im Herbst beider Jahre aus den Beeten nahm, machte ich auch die Beobachtung, daß diese Früchte in der Entwicklung weiter waren als die oberirdisch inserierten. Es deutet also alles darauf hin, daß sich die Pflanze im Übergangsstadium von Chasmogamie zu Kleistogamie befindet, und es läßt sich feststellen, daß die Kleistogamie bereits überwiegt. Die Verhältnisse liegen hier bei Arachis so, wie sie Goebel (18, S. 786) für andere Pflanzen mit kleistogamen Blüten feststellte, die Samenbildung der chasmogamen Blüten kann unterbleiben, weil die kleistogamen vorhanden sind.

Die Weiterentwicklung des Fruchtknotens geschieht nun in folgender Weise. Nach dem Verblühen wird die Blüte bald schlaff und trockenhäutig und der kleine Fruchtknoten beginnt sein Wachstum. Er behält zunächst seine Wachstumsrichtung bei und ist als kleiner rotbrauner Kegel im Blattwinkel zu finden. Bei seinem Wachstum sprengt er den Kelchtubus, dessen Überreste als schmaler Ring an seinem Grunde stehen bleiben, wie Didrichsen (19) beschreibt und abbildet. Der obere Teil der Kelchröhre sitzt noch einige Zeit als trockenes Gebilde auf der Spitze des Fruchtknotens, wird aber bald abgeworfen. Nun bildet sich ein für Arachis hypogaea charakteristisches Organ aus; der Grund des Fruchtknotens beginnt sich zu strecken und entwickelt ein stengelartiges Gebilde, das als Gynophor bezeichnet wird, auch wohl als Carpopodium oder Fruchtträger. Daß es nicht der Blütenstiel sein kann, der sich streckt, zeigt Abb. 1. Schon im Knospenstadium ist die Streckungszone erkennbar, sie liegt zwischen der 10. bis 15. Zellage unterhalb der letzten Samenanlage, wie man aus den zahlreichen eingeschobenen Querwänden erkennen kann. Die Streckungszone bleibt auch in allen weiteren Stadien in derselben Entfernung von den Samenanlagen erhalten. Das Gynophor wächst zuerst einige Millimeter in der ursprünglichen Richtung langsam weiter und biegt sich dann plötzlich um, senkrecht nach der Erde zu wachsend. Die Gynophore erkennt man als scharf zugespitzte Gebilde, die aus den Blattwinkeln entspringen. Die oberirdischen zeigen Grünfärbung, die unterirdischen sind weiß oder hellbraun. Der Fruchtknoten hebt sich nicht deutlich ab, sondern bildet die scharfe Spitze des Organs, die eine glänzende rotbraune Oberfläche zeigt (Taf. IX, Fig. 1). Der Fruchtknoten bleibt in seiner Entwicklung lange stehen, die Entwicklung des Embryos beginnt nach meinen Beobachtungen erst, nachdem die Frucht in der Erde ihre volle Größe annähernd erreicht hat. Nach der Umbiegung wächst das Gynophor zunächst noch langsam, täglich 2—4 mm, dann streckt es sich bedeutend in die Länge, der tägliche Zuwachs beträgt 5—10 mm, bis die Spitze die

Erdoberfläche erreicht hat. Der Winkel des Gynophors mit dem Sproß ist bestimmt durch dessen Stellung, so daß die an senkrechten Sprossen inserierten mit diesen einen spitzen Winkel bilden, während die an niederliegenden Zweigen entstehenden fast rechtwinklig ansetzen (Taf. IX, Fig. 1). Die Länge der Gynophore ist allein bestimmt durch die Entfernung der Ansatzstelle von der Erdoberfläche.

Die von dem Fruchtknoten gebildete, gehärtete Spitze mit blanker Oberfläche ist ein sehr geeignetes Eindringungsorgan, das durch das Wachstum des Gynophors in die Erde gedrückt wird. Es kann dabei verhältnismäßig starke Widerstände überwinden, so durchbohrte die Spitze im Kulturbeet ziemlich feste Lehmballen und verwesende Holz- und Rindenstücke, die noch eine größere Festigkeit aufwiesen. Die Lage der Wachstumszone dicht hinter den Samenanlagen ist die denkbar günstigste. Der oberste Teil des Gynophors ist starr und fest gebaut, wie die anatomischen Untersuchungen zeigen, er bildet also ein gutes Widerlager, und nun schiebt die Streckungszone das spitze kegelförmige Organ in die Erde. Bei der tiefen Lage des Ansatzpunktes der Kraft können daher ziemlich erhebliche Widerstände überwunden werden. Eine Bestätigung der hier anatomisch festgestellten Lage der Streckungszone fand ich durch zwei Versuche. Verschiedene Gynophore wurden mit Tuschemarken in Abständen von 1 mm versehen, nach längerem Wachstum zeigte sich die größte Entfernung der Tuschemarken dicht hinter den Samenanlagen. Ferner war an Gynophoren, die durch Horizontallegen der Töpfe am Eindringen in den Boden verhindert wurden, zu sehen, daß bei Drehung der Töpfe um 90° ein Knick entstand, der seine Rundung in einer Entfernung von 8—12 mm von der Spitze hatte.

Mit Hilfe seines geeigneten Apparates dringt das Gynophor mit dem Fruchtknoten immer tiefer in den Boden ein, bis er in einer gewissen Tiefe zu schwellen beginnt. Vorläufig bleibt er aber noch in der Richtung des Gynophors stehen, bald setzt aber ein einseitiges Wachstum auf der Seite ein, die der Hauptachse der Pflanze zugekehrt ist, und bei gleichzeitigem Dickenwachstum biegt sich die Frucht soweit herum, daß sie endlich horizontal liegt. So kommt es, daß alle Früchte parallel der Erdoberfläche liegen und in radialer Richtung von der Pflanze ausstrahlen. Das Eindringen der Gynophore in die Erde geschieht nur bis zu einer gewissen Tiefe, die Früchte derselben Pflanze liegen fast sämtlich in annähernd einer Ebene, meist 4—6 cm unter der Erdoberfläche.

Nach dem Eindringen des Gynophors in die Erde bilden sich an seinem unterirdischen Teile über der Wachstumszone wurzelhaarähnliche Ausstülpungen der Epidermiszellen in großer Menge. Stockton-Pettit (8, S. 289) hat über diese eingehende Beobachtungen

angestellt und kommt zu dem Schlusse, daß sie dieselben Funktionen auszuüben haben wie die Wurzelhaare. Sie können so zur Ernährung der Frucht beitragen. Nachweisbarkeit der Säureabscheidung, Fähigkeit der Weiterentwicklung der Pflanze mit den Früchten bei Durchschneiden der Hauptwurzel und die weiter unten erwähnten physiologischen Versuche von Van der Wolk (10, S. 44) scheinen diese Vermutung zu bestätigen. Eine weitere wichtige Funktion der wurzelhaarähnlichen Organe wird die sein, das Gynophor im Boden festzuhalten, so daß der Spitze das Eindringen in den Boden erleichtert wird. Dafür spricht die Lage der Wachstumszone des Gynophors unter dem mit Haaren besetzten Teil, auch die innige Verbindung dieser Gebilde mit Erdpartikelchen beim Herausnehmen aus der Erde. Die haarartigen Ausstülpungen der Epidermis verkorken später, wie Richter (9, S. 34) nachwies. Der oberirdische Teil des Gynophors weist eine reichliche Periderm- und Lentizellenbildung auf, die Stockton-Pettit (8, S. 285) näher untersucht und beschrieben hat.

Nicht alle Gynophore kommen zur vollen Fruchtentwicklung, sondern es müssen bestimmte Bedingungen erfüllt werden. Treviranus (1) hatte schon festgestellt, daß alle Gynophore, die aus irgend einem Grunde den Erdboden nicht erreichen, verkümmern und keine Früchte ausbilden, und daß nicht einmal eine leise Schwellung der Gynophorspitze zu bemerken ist. Wie schon oben erwähnt wurde, tritt dieser Fall regelmäßig ein bei hoch über dem Boden inserierten Gynophoren, wie sie seltener zu beobachten sind. Solche Gynophore erreichten bei meinen Versuchspflanzen meistens nur eine Maximallänge von 8—9 cm, um dann schlaff zu werden und zu vergehen. Die höchsten Gynophore, die noch Früchte erzeugten, fand ich dagegen in 9 cm Höhe, sie erreichen also bei einer durchschnittlichen Tiefenlage der Frucht von 5—6 cm eine Länge von 14—15 cm. Bei den weiter unten erwähnten Versuchen mit dem Klinostaten verhinderte ich die Gynophore am Eindringen in die Erde, das längste Gynophor erreichte eine Länge von 12,5 cm, blieb dann aber im Wachstum stehen, ohne daß sich der Fruchtknoten weiterentwickelte (Taf. IX, Fig. 2). 14 Tage nach dem Stillstand im Wachstum begann der Fruchtknoten zu schrumpfen und abzusterben. Ich habe dann an einer anderen Pflanze versucht, an einem am Eindringen in den Boden verhinderten Gynophor Fruchtbildung durch Verdunkelung mit Stanniolfolie hervorzurufen, aber ohne Erfolg. Van der Wolk (10, S. 41) ist es nun neuerdings durch gut ausgedachte Experimente gelungen, die Bedingungen der Fruchtbildung festzustellen. Auch er gelangte zu dem Resultat, daß Verdunkelung des Gynophors nicht zur Fruchtbildung führt, ebenso nicht die Ausübung mechanischen Drucks auf die Spitze des Fruchtknotens. Gynophore, die in Reagenzgläsern in trocknen Boden ge-

bracht wurden, zeigten auch keine Fruchtbildung, wohl aber solche, bei denen der Boden feucht gehalten wurde. Einfache Feuchthaltung der Fruchtknoten mit Regenwasser führten auch bei Verdunkelung nicht zur Fruchtbildung, wohl aber gelang dies Van der Wolk in jedem Falle, wenn er für dauernde Befeuchtung mit konzentrierter Erdabkochung sorgte. Er schließt aus seinen Versuchen, daß „die Fruktifikation von Arachis eine Funktion der Tätigkeit chemischer Stoffe ist, die sich im Boden befinden.“ Die Aufnahme dieser Stoffe wird die Aufgabe der oben beschriebenen wurzelhaarähnlichen Gebilde sein. Der Schluß Van der Wolks, daß die Frucht vollständig selbständig für ihre Ernährung zu sorgen hat, ist wohl zu weitgehend. Daß die Erhaltung der Pflanze durch die Absorptionsorgane der Gynophore in gewissem Grade gewährleistet wird, zeigt der schon oben erwähnte Versuch von Stockton-Pettit (8, S. 289), daß die Pflanze sich nach Abtrennung des gesamten Wurzelsystems weiterentwickelte, aber nach zwei Wochen konnte doch schon das Absterben von Seitenzweigen beobachtet werden. Mark und Rindenparenchym der Gynophore sind dicht mit Stärkekörnern gefüllt, diese Reservestoffe werden auch für eine längere Erhaltung der Pflanze Sorge getragen haben.

Ich habe versucht, Klarheit zu gewinnen über die Ursachen der Krümmungsbewegungen der Gynophore. Charles Darwin (7, S. 444) hat schon versucht, diese Frage zu beantworten: „Ob die anregende Ursache der Abwärtsbewegung Geotropismus oder Apheliotropismus ist, wurde nicht ermittelt, wahrscheinlich ist es aber nicht Apheliotropismus, da alle Gynophore gerade abwärts nach der Erde wachsen, während das Licht im Warmhause von einer Seite ebensogut wie von oben eintrat.“ Stockton-Pettit (8, S. 292) meint, daß auch geringe Anzeichen dafür vorhanden sind, daß sich die Gynophore vom Licht wegbiegen. Nach meinen Untersuchungen ist die Ursache der Abwärtsbewegung der Gynophore reiner positiver Geotropismus. Mehrere Töpfe mit stark entwickelten Pflanzen, die sehr junge Gynophore trugen, wurden horizontal gelegt, mit der Öffnung dem Laboratoriumfenster zugekehrt. Die Gynophore wuchsen nun genau senkrecht abwärts, es wurde keine Beeinflussung der Richtung durch das Licht bemerkt. Als die Töpfe in derselben horizontalen Lage um 90° gedreht wurden, bogen sich die Spitzen wieder so um, daß sie vertikal abwärts wuchsen. Die Reaktion erfolgte ziemlich schnell, um 11 Uhr vormittags wurde die Drehung vollzogen, und um 2 Uhr nachmittags, also schon nach 3 Stunden, war eine deutliche Umbiegung zu bemerken, und um 6 Uhr nachmittags, also nach 7 Stunden, war die vertikale Stellung erreicht. Nach Erreichung einer Gesamtlänge von 7 cm blieben die Gynophore im Wachstum stehen und begannen nach

einigen Tagen zu schrumpfen. Ferner wurden einige Topfpflanzen im Klinostaten langsam gedreht, so daß eine Umdrehung in 10 bzw. 35 Minuten erfolgte. Die Pflanzen entwickelten sich normal weiter, und eine von ihnen bildete ein oberirdisch inseriertes Gynophor, das sich während der Drehung nicht abwärts krümmte, sondern die ursprüngliche Wachstumsrichtung beibehielt, also nahezu parallel zur Topfoberfläche sich in die Luft streckte. In der Zeit vom 23. Juli bis 15. August 1915 erreichte es eine Länge von 12,5 cm, blieb dann aber im Wachstum stehen, wie schon oben gezeigt wurde (Taf. IX, Fig. 2). Auch hier war trotz dauernder einseitiger Beleuchtung kein Einfluß des Lichtes zu bemerken. Die richtende Kraft beim Eindringen des Gynophors in die Erde ist also positiver Geotropismus.

Nach der Erreichung einer durchschnittlichen Tiefenlage von 5 cm erfolgt eine geotropische Umstimmung, die Früchte biegen sich, wie oben dargestellt wurde, durch einseitiges Wachstum so um, daß sie horizontal im Boden liegen. Das ist die Regel, ich habe beim Herausnehmen der Pflanzen aus dem Boden unter Hunderten von Früchten nur eine gefunden, deren Achse die gradlinige Verlängerung des Gynophors bildete. Es findet eine Umstimmung von positivem zu Diageotropismus statt, wie ich experimentell nachweisen konnte. Bei der Freilegung der unterirdischen Teile einer der Pflanzen, die mehrere Wochen horizontal gelegen hatten, war eine der Früchte horizontal in der Richtung des Gynophors weitergewachsen, sonst hatte sie sich normal weiterentwickelt (Taf. IX, Fig. 3). Die auf der Abbildung sichtbare Umbiegung der anderen Früchte rührt daher, daß sie schon fertig entwickelt waren, als die Horizontallegung des Topfes erfolgte. Bei einer im Klinostaten gedrehten Pflanze machte ich eine ähnliche Beobachtung. Ein Gynophor, das sich erst während der Drehung entwickelt hatte, war in dem Winkel, den es ursprünglich mit dem Seitenzweig bildete, weitergewachsen, und auch die Frucht entwickelte sich in derselben Richtung weiter (Taf. IX, Fig. 4). Die Frucht in der Mitte der Abbildung war gerade beim ersten Umbiegen, als die Drehung einsetzte, die weitere Biegung wurde aufgehalten. Die beiden nahezu voll entwickelten Früchte hatten schon ihre Gestalt, als die Drehung begann, aber der Einfluß der Drehung zeigt sich darin, daß sie die normale Horizontallage nicht ganz erreicht haben. So ist erwiesen, daß sich bei der Entwicklung der Früchte von Arachis eine Umstimmung von positivem Geotropismus zu Diageotropismus zeigt. Ob aus der annähernd konstanten Tiefenlage der Früchte auf eine Reizwirkung des Lichtes geschlossen werden kann, wie Van der Wolk tut, erscheint mir fraglich.

Das Durchdringen der Erdoberfläche geschieht durch die bloße Kraft des Wachstums, die oben gezeigte Lage der Wachstumszone

dicht über den Samenanlagen ist dazu die geeignetste. Charles Darwin (7, S. 444) stellte durch seine bekannten Versuche fest, daß auch beim Gynophor von Arachis eine zirkumnutierende Bewegung der Spitze das Eindringen begleitet. Es ist fraglich, ob dieser Bewegung eine wesentliche Bedeutung zukommt.

Van der Wolk (10, S. 40) hat, ohne es bewiesen zu haben, auch positiven Geotropismus und Diageotropismus („parallelotropic") als richtungsändernde Ursachen angenommen. Daraus zieht er den merkwürdigen Schluß, daß die Frucht von Arachis, da sie sich in dieser Beziehung wie ein Rhizom verhält, nicht nur eine scheinbare Frucht ist, sondern ein Rhizom. „It will astonish the reader to learn that this fruit is not a fruit, but a mock fruit." Er meint, daß der Fruchtknoten im jugendlichen Stadium vom „receptacle" kragenförmig umhüllt ist, das sich dann schließt und die eigentliche Frucht dauernd umgibt. Goebel (20, S. 346 Fußnote) weist diese Anschauung schon zurück. Die erläuternden Zeichnungen Van der Wolks sind sehr hypothetischer Natur, eine einfache anatomische Untersuchung zeigt, daß das „stalk-like organ" das Gynophor ist und das „receptacle" die äußeren Zellschichten des Fruchtknotens und später der Fruchtschale.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die Blüte von Arachis hypogaea ist als nahezu sitzend zu bezeichnen, wie oben gezeigt wurde. In der sehr jungen Knospe ist die Höhlung des Fruchtknotens im unteren Teile noch nahezu rechteckig, dann beginnen an dieser Stelle lebhafte Zellteilungen, wie Stockton-Pettit (8, S. 283) näher untersuchte und abbildete, so daß die Höhlung unten abgerundet wird. Das ist das erste Stadium der Gynophorbildung.

Nun beginnt schon in der Knospe vor dem Aufblühen eine weitere Streckung, so daß zwischen der Höhlung des Fruchtknotens und der Ansatzstelle 20—25 Zellagen zu bemerken sind (Abb. 1). Die Streckungszone liegt zwischen der 10. und 15. Zellschicht. Der von dem Kelchtubus, der außen mit spitzen einzelligen Haaren besetzt ist, eingehüllte Fruchtknoten ist langgestreckt, vorn kegelförmig zugespitzt und trägt auf der Spitze, nicht genau terminal, sondern median nach vorn verschoben, den Griffel. Der dargestellte Schnitt (Abb. 1) ist also nicht median. Der Fruchtknoten ist umschlossen von einer Epidermis, deren Zellen ziemlich kubisch und starkwandig sind, sie ist schon hier mit einer verhältnismäßig starken Kutikula überzogen. Darunter liegen ungefähr vier Reihen sehr gleichmäßig ausgebildeter Zellen, die im Längsschnitt rechteckig aussehen und deutliche Längs- und Querreihen bilden. In diesen Zellen sieht man überall deutlich

eingeschobene Längswände, es findet also eine lebhafte Längsteilung statt. Unter diesen gestreckten Zellen liegen ungefähr vier Schichten kleinerer kubischer Zellen mit dichtem plasmatischem Inhalt. Den Abschluß nach der Fruchtknotenhöhlung zu bildet wieder eine Schicht größerer kubischer Zellen. Unterhalb der Samenanlagen besteht das Gewebe aus gleichmäßigeren Zellen, sie sind kürzer und zeigen durch die ganze Breite hindurch reihenweise Anordnung. Zwischen ihnen beginnen sich die Gefäßbündelstränge herauszudifferenzieren. Deutliche Ausbildung von Querwänden kennzeichnet weiter unten die Streckungszone. Der zuletzt beschriebene Abschnitt bildet sich später zu dem Gynophor aus. In der Fruchtknotenhöhle liegen die Samenanlagen, in diesem Falle vier. Sie liegen dicht aneinander und bekommen daher eine charakteristische eckige Form mit leichten Abrundungen.

Nach dem Verblühen und Abfallen der Blütenhülle beginnt die deutliche Streckung und Umbiegung des Gynophors. Der Griffel fällt ab und hinterläßt einen Rest, der durch braunes Wundgewebe verschlossen wird. Abb. 2 stellt einen Längsschnitt durch eine junge Gynophorspitze mit Fruchtknoten dar, der Schnitt liegt, da der Griffelrest getroffen werden sollte, nicht median. Es hat eine weitergehende Differenzierung der Gewebe stattgefunden. Die Epidermis hat höhere Zellen ausgebildet, die noch dickwandiger geworden sind, die Kutikula hat sich bedeutend verdickt. Die Folge davon ist, daß die Spitze makroskopisch als straffer, glänzender Kegel erscheint. Bei den Zellen, die die Samenanlagen einschließen, ist die horizontale und vertikale Reihenanordnung noch zu erkennen. Die in der jungen Anlage durch Einschiebung von Längswänden gebildeten Zellen haben ihre volle Größe angenommen, und an einzelnen Stellen ist auch die beginnende Einschaltung von Querwänden zu beobachten. In diesem Stadium findet also noch ein gewisses Längen- und Dickenwachstum statt. Bei dem weiteren Wachstum des Gynophors bleibt die Entwicklung des Fruchtknotens aber stehen, die Spitze behält dieselbe Form und Größe. Die kleinlumigen Zellen des jungen Gynophors haben sich differenziert in den äußeren Lagen in die Elemente der Gefäßbündel und in Bastfasern, dann in das wenigzellige Zwischengewebe der Gefäßbündel und in das Markgewebe, das die Samenanlagen im ganzen Umkreise umgibt. Auch im Gynophor ist die reihenförmige Anordnung der Zellen erhalten geblieben, Gefäßbündel und begleitende Baststränge haben sich deutlich abgegliedert, und vor den Gefäßbündeln bilden sich nach innen zu die mehr oder weniger starken Gerbstoffschläuche, die allen Teilen der Pflanze eigentümlich sind. Die Streckungszone, die die oben beschriebene Lage behalten hat, ist deutlich zu erkennen. Der Griffelrest beginnt sich umzubiegen,

die Epidermiszellen der konvexen Seite erreichen eine bedeutende Höhe. Bei dieser Gestalt bildet er kein Hindernis beim Eindringen der Spitze in die Erde.

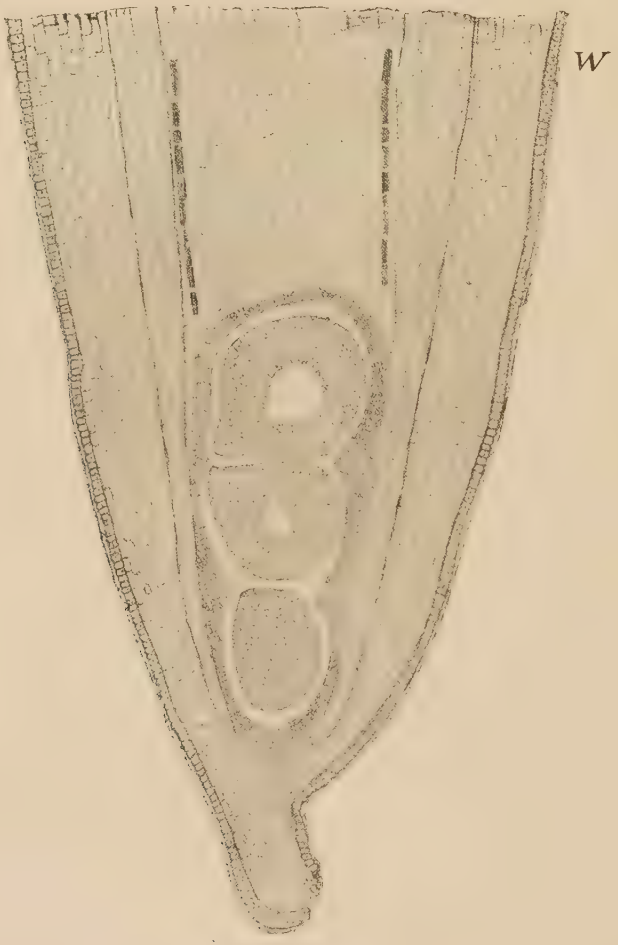


Abb. 2. $\frac{50}{1}$.

Ein medianer Längsschnitt durch dieselbe Spitze zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die reihenförmige Anordnung der Zellen an der Spitze ist deutlicher zu erkennen. Auf diese Weise ist für eine gute Festigung der Spitze Sorge getragen.

Auch ein Querschnitt durch die Spitze des Fruchtknotens zeigt das feste Gefüge der Zellen. Unter den hohen Epidermiszellen, die von einer dicken Kutikula überzogen sind, liegen die im Querschnitt rechteckigen Zellen in deutlichen radialen und konzentrischen Reihen. Das hier noch stattfindende Dickenwachstum erfolgt durch Einschiebung

von tangentialen und radialen Wänden in großer Zahl. Die inneren Zellen, aus denen das Mark entsteht, sind annähernd kreisförmig im Querschnitt. Es zeigt sich auch hier wie auf Längsschnitten durch die Spitze eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit der Gliederung der Wurzelspitzen in Plerom, Periblem und Dermatogen.

Erst nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde und bei Erreichung einer gewissen Tiefenlage treten neue Veränderungen ein. Der Fruchtknoten beginnt zu schwellen und sich umzubiegen (Abb. 3). Durch Einschiebung von Längswänden vergrößert sich der Abstand zwischen den Gefäßbündeln, die die Samenanlagen umschließen, und der Oberfläche, ferner schieben sich Zellschichten ein zwischen den Gefäßbündeln und dem füllenden Mark. Dieses erfährt durch Einschiebung von Zellwänden in verschiedenen Richtungen eine bedeutende Vermehrung, auch nach oben dehnt es sich aus, so daß es im ganzen auf dem Längsschnitt zugespitzt-elliptisch aussieht. Die Grenze des Füllmarks gegen das übrige Gewebe wird deutlich gekennzeichnet durch spindelförmige prosenchymatische Zellen. In diesem Stadium ist oft zu bemerken, wie

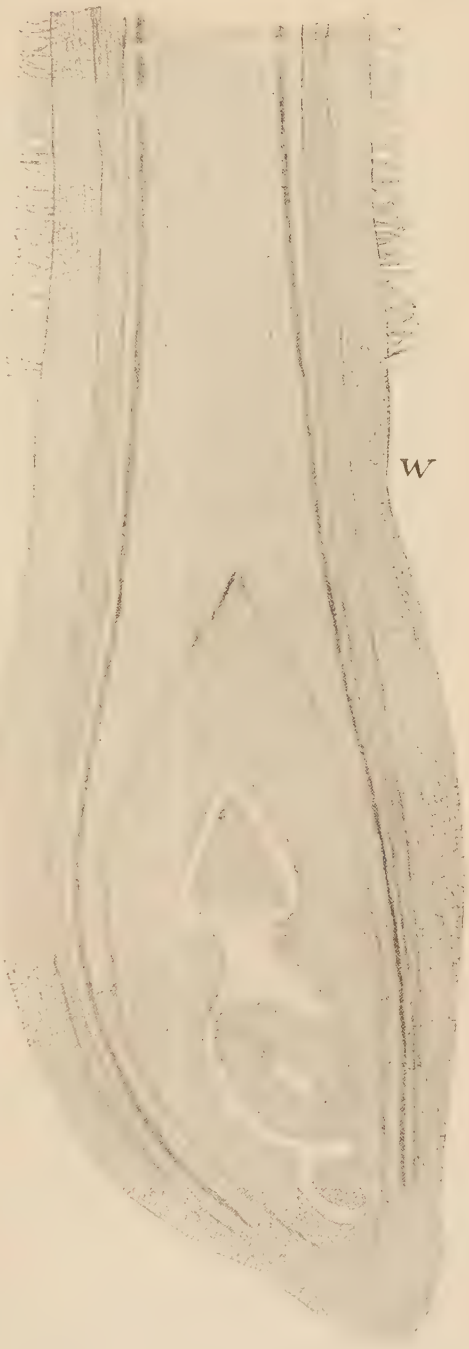


Abb. 3. $\frac{35}{1}$.

von den 3 bis 4 ursprünglichen Samenanlagen 1 bis 2 verkümmern. Der Griffelrest ist weiter rückgebildet. Über der Wachstumszone beginnt die Bildung der oben erwähnten wurzelhaarähnlichen Epidermisausstülpungen. Die Wachstumszone ist noch schwach angedeutet, das Längenwachstum des Gynophors ist nahezu eingestellt. An der konvexen Seite setzen nun lebhafte Zellteilungen ein, neue Zellwände werden in verschiedenen Richtungen eingeschoben, vor allem radial, und zwar in der Strecke vom oberen Ende des Füllmarks bis zur Mitte der Samenanlagen. Auf diese Weise bildet sich eine deutliche Umbiegung aus.

Nun beginnt in der ganzen Frucht eine lebhafte Zellteilung, die Markzellen werden größer und runden sich ab, innerhalb und außerhalb der Gefäßbündel wird Parenchym in großer Menge gebildet. Unter der Epidermis bildet sich Phellogen, und es setzt eine lebhafte Korkbildung ein. Die obersten Lagen werden als Schuppenborke abgestoßen, und so bekommt die Frucht von Arachis schon in jüngeren Entwicklungsstufen ihre charakteristische rauhe Oberfläche. Nach beendigtem Dickenwachstum wird das Phellogen dann völlig verbraucht. Die Frucht wird von 12 bis 14, meistens 13 Gefäßbündeln durchzogen, die durch zahlreiche Querstränge verbunden sind. Bei der reifen Frucht treten sie als charakteristische netzartige Zeichnung hervor.

Die unter der Erdoberfläche liegende Frucht muß eine gewisse Druckfestigkeit besitzen, die Hülse wird daher innen durch eine mechanische Gewebeschicht von stark verholzten Zellen geschützt, die sich aus den prosenchymatischen Zellen an der Grenze des Füllgewebes bilden (Abb. 4). Nach außen verlaufende Stränge umgeben schutzscheidenartig die Gefäßbündel. So ist für eine innere Versteifung Sorge getragen. Eine genaue Beschreibung der Gewebselemente gibt Richter (9, S. 3).

In der Hülse liegen ohne trennende Scheidewände die etwa haselnußgroßen Samen, die schräg nebeneinander angeordnet sind. Sie sind umschlossen von einer dünnen roten Testa, unter der die ölreichen Kotyledonen liegen. Die Anatomie der Samen, die eine Reihe von Abnormitäten gegenüber den Samen der übrigen Papilionaten aufweisen, behandeln Mattirolo und Buscalioni (21) in einem besonderen Abschnitt ihrer Untersuchungen über die Samenschalen der Papilionaceen. Die Frucht zeigt keine Anlage einer Naht, sie springt infolgedessen auch nicht auf, wie Engler (15) feststellt.

Über die Entwicklung und Anatomie des Gynophors hat Stockton-Pettit (8, S. 282) eingehende Untersuchungen angestellt. Das Gynophor ist ein festes stengelartiges Organ, das in seinem Bau dem

dikotylen Stengel, in seiner Entwicklung einer Wurzel gleicht. Durch die 13 darin verlaufenden Gefäßbündelstränge wird es genügend gefestigt. Die im Querschnitt sehr großen Gefäßbündel enthalten zwischen sich nur wenig Parenchymzellen, so daß ein fast geschlossener Festigungszylinder entsteht. Nach außen sind die Gefäßbündel überlagert von breiten, sichelförmigen Baststrängen, die sehr bald verholzen. Bei diesem anatomischen Bau ist das Gynophor zum Einschieben der Frucht in die Erde gut geeignet.

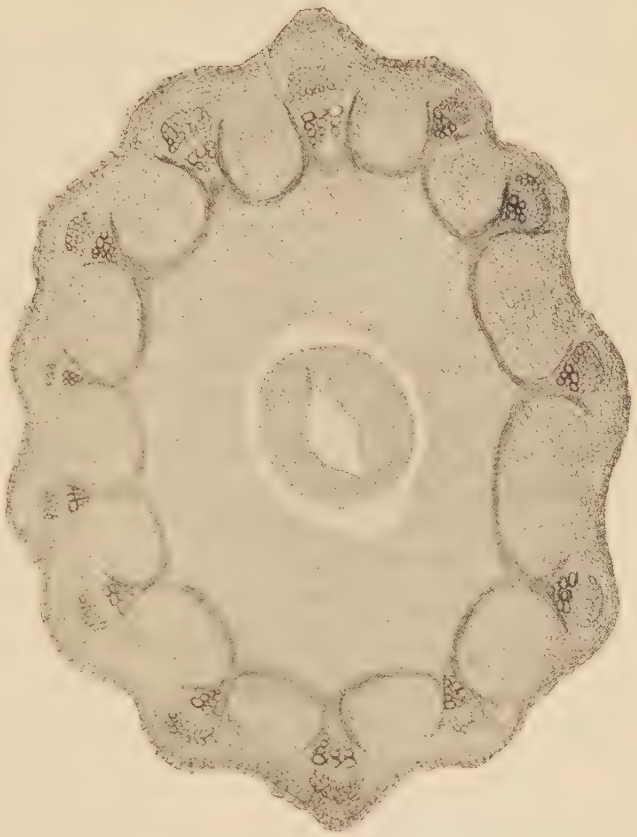


Abb. 4. $\frac{20}{1}$.

2. Kerstingiella geocarpa.

Beschreibung der Pflanze.

Kerstingiella geocarpa Harms, die Kandelabohne, ist 1905 von Kersting in Togo entdeckt worden und von Harms (5) benannt und als neue Art beschrieben worden. Er stellt sie systematisch zu den Phaseoleae, nicht weit von Dolichos (14, S. 651). Sie ist eine Kulturpflanze der Eingeborenen und ist bisher nur an wenigen Stellen gefunden worden. Nach Kersting kommt sie in dem von ihm erst erschlossenen nördlichen Teil des Bezirks Sokodé-Basari vor, dann ist sie nach Chevalier (22), der sie als Voandzeia Poissonii beschrieb, im Dahomey zu finden, und wahrscheinlich kommt sie auch in Britisch-

Nigerien vor. Nach Harms wird sie sicher noch häufiger angebaut, wird aber oft wegen ihrer äußeren Ähnlichkeit mit Voandzeia subterranea übersehen worden sein. In wildem Zustande ist die Pflanze anscheinend nicht bekannt. Kerstingiella hat einen niederliegenden schwach behaarten Stamm mit zahlreichen hin- und herkriechenden Seitenzweigen. Die starke Pfahlwurzel trägt ein weit verzweigtes System von Nebenwurzeln, an den Knoten der niederliegenden Stengel entspringen starke Büschel von Adventivwurzeln. Die dreizähligen Blätter haben sehr lange, senkrecht stehende Blattstiele, die großen ganzrandigen Blättchen sind kurz gestielt und elliptisch oder verkehrt eiförmig. In den Blattwinkeln stehen zahlreiche, zu zweien oder dreien auf einem kurzen gemeinsamen Blütenstiel sitzende Blüten, aus denen sich Früchte entwickeln, die durch ein senkrecht abwärts wachsendes Gynophor in die Erde versenkt werden und dort zur Reife gelangen. Die Frucht ist eine meist zweisamige gefächerte Hülse von ungefähr 2 cm Länge und 1 cm Höhe, die seitlich stark zusammengedrückt ist, in jedem Fach liegt ein kleiner Same von länglich-eiförmiger Gestalt, der ungefähr 8 mm lang und 6 mm breit ist. Nach Harms sind bisher drei Varietäten bekannt, eine mit schwarzen, eine mit weißen und eine mit hellrötlich-bräunlichen Samen.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Zur Kultur der Pflanze standen mir keimfähige Samen der weißsamigen und schwarzsamigen Varietät in genügender Zahl zur Verfügung. Sie stammten aus dem Bezirk Sokodé-Basari und waren 1912—13 gesammelt worden. Im Spätsommer 1914 wurden schon einige Samen ausgelegt, aber die Pflanzen entwickelten sich nur bis zur Ausbildung des ersten Blattpaares, um dann im Wachstum stehen zu bleiben. Mitte April 1915 wurden dann Samen in größerer Zahl in Samenkästen ausgesät, sie keimten im Warmhaus schon nach vier Tagen und erzeugten kräftige Keimpflanzen, die nach einigen Tagen in Töpfe gesetzt wurden. Die Keimung erfolgt epigäisch, die ergrünenden fleischigen Kotyledonen bleiben ziemlich lange erhalten. Das erste, schon nach einigen Tagen erscheinende Blattpaar zeigt eine von der normalen Form der Blätter stark abweichende Form. Diese Primärblätter sind sehr groß, schmal lanzettförmig und bleiben sehr lange erhalten. Sehr bald bilden sich die ersten dreizähligen Laubblätter. Nach der Bildung des zweiten oder dritten Blattpaares wurden die Pflanzen in bedeckte Kästen im Freien ausgepflanzt. Am besten entwickelten sie sich in etwas lockerem, sandgemischtem Boden, der zur genügenden inneren Erwärmung eine Kompostunterlage erhielt. Es wurde immer für eine Bodentemperatur von 18—20° und eine Lufttemperatur von 28—30° gesorgt, ferner für reichliche Besonnung,

die Pflanzen wurden nicht zu feucht gehalten. Die jungen Pflanzen wuchsen mit kräftigem Hauptstamm senkrecht aufwärts und entwickelten bei einer Höhe von 15—20 cm 4—5 Blattpaare, in deren Blattwinkeln schon einzelne Seitenzweige auftraten. Die ungefähr fünf Wochen alten Pflanzen begannen sich dann allmählich umzulegen, indem sich der Hauptstamm an der Stelle des Heraustretens aus der Erde umbog. Diese Abwärtsbiegung geschieht passiv durch die Schwere des oberen Teiles der Pflanze, den der lange Hauptstengel nicht mehr tragen kann. Nachdem die Seitenzweige und Blätter den Erdboden erreicht hatten, begannen sie sich neu zu orientieren. Die Seitenzweige legten sich auf den Boden, und die Blätter, die an ihrer Ansatzstelle dicke Polster bilden, richteten ihren Stiel senkrecht auf. Die Blätter stützen sich dabei auf ihre Polster, und die zwei Reihen der gegenständigen Blätter tragen vorläufig die niederliegenden Seitenzweige, die nun schneller in die Länge wachsen. Nun bilden sich an den Knoten dichte Büschel von Adventivwurzeln, die die Zweige fest an den Boden ziehen. Nach und nach entwickeln sich zahlreiche Seitenzweige höherer Ordnung, die sich in eigenartiger zickzackartiger Weise auf dem Boden ausbreiten, wobei der Winkel zwischen den Zweigen meist gegen 90° beträgt. Es entsteht ein dichtes Gewirr von Seitenzweigen, so daß eine Bodenfläche von 30—40 cm Durchmesser bedeckt ist.

Wenn die Pflanzen ungefähr 2½—3 Monate alt sind, bilden sich die ersten Blüten, die zuerst vereinzelt an den der Hauptachse näheren Teilen der Seitenzweige entstehen, dann aber auch nach und nach an den entfernteren Teilen. Sie stehen meist zu zweien oder dreien fast sitzend an einem kurzen Infloreszenzstiel in den Blattwinkeln. Von Anfang Juli bis Mitte September erzeugten die Pflanzen sehr zahlreiche Blüten, die längs der niederliegenden Zweige dicke Polster bilden. Die Blüten der weißsamigen Varietät sind elfenbeinfarben und haben ungefähr die Größe der Blüte von Arachis, sie sind nach dem Typus der Papilionatenblüte gebaut. Im Knospenzustande schließen die Blütenteile fest zusammen. Der behaarte Kelch, der zwei schmale, spitze Vorblätter trägt, ist vierzipfelig (nach Harms fünfzipfelig). Der oberste, vor dem Vexillum stehende Zipfel ist breiter als die drei andern, die dichter zusammenstehen. Im Knospenzustande, der ziemlich lange anhält, umschließt das Vexillum die andern Blütenteile und ist dann grünlich gefärbt. Beim Aufblühen richtet sich das Vexillum von seiner Mitte an auf, ähnlich wie es bei Arachis der Fall ist. Es ist sehr kurz gestielt, breit herzförmig (breiter als auf der Zeichnung von Harms [5, Taf. III]) und längs der Mittellinie deutlich gekielt. Oben befindet sich ein tiefer Einschnitt, zu beiden Seiten der Mittellinie zieht sich von der Mitte bis

zum Grunde je eine starke fleischige Leiste herunter. Die Aderung tritt als etwas dunklere Zeichnung deutlich hervor. Bei der Öffnung der Blüte werden auch die lang genagelten, sehr schmalen Alae sichtbar, die zuerst den Rändern der Carina dicht ansitzen, dann sich aber seitlich in ihrer Mitte abheben, während sie am Vorder- und Hinterende an der Carina liegen bleiben. Die beiden Hälften der Carina sind bis an die Spitze verwachsen. In ihr liegen die Staubgefäße, von denen eins frei ist, die verwachsenen neun sind im letzten Ende frei; die Antheren sind nahezu kugelig. Der Fruchtknoten steht im Grunde der Kelchröhre und trägt an seiner Spitze, median nach vorn verschoben, den fadenförmigen Griffel, dessen Narbe bei der reifen Blüte mitten zwischen den Antheren steht. Die Narbe ist köpfchenförmig und zeigt schon bei Lupenvergrößerung deutliche Papillen. Am Grunde des Narbenköpfchens entspringt ein dichter Kranz von einzelligen Haaren, die noch über die Narbe hinausragen.

Wie die Befruchtung erfolgt, habe ich nicht aufklären können. Wie schon Harms feststellte, weisen die Blüten keinerlei Reduktionserscheinungen auf, er konnte auch nicht feststellen, ob sich die Blüten öffnen, ihm scheint nur Knospenmaterial vorgelegen zu haben; denn das, was er auf Tafel III (5) zeichnet, ist nicht die geöffnete Blüte, sondern die völlig geschlossene Knospe. Wie oben gezeigt wurde, öffnet sich die Blüte ganz normal, Kleistogamie liegt also nicht vor. Ich konnte auch nicht beobachten, daß die Pflanze zweierlei Blüten erzeugt, sie sind alle chasmogam. Der Bau der Blüte und die lebhafte Färbung deuten auf Insektenbestäubung hin. Zwar liegen die Blüten dicht am Boden, verdeckt von einem ziemlich dicht geschlossenen Blätterdach, doch zeigen die Polster von Blüten eine leuchtende Fläche, die sich von dem dunklen Boden gut abhebt. Ich habe aber trotz vieler Beobachtungen keine Insekten an den Blüten gesehen, die für die Bestäubung in Frage kämen. Der eine Kasten im Garten blieb fast immer geschlossen, so daß Insekten kaum eindringen konnten, und trotzdem zeigte sich reicher Fruchtansatz. Ferner bedeckte ich mehrere Pflanzen mit engmaschigen Drahtgazekästen, ehe die Blütenentwicklung einsetzte. Ich versenkte sie einige Zentimeter in die Erde und behäufte sie rundherum mit Erde, damit auch kriechende Insekten gegebenenfalls zurückgehalten wurden. Trotzdem bildeten diese bedeckten Pflanzen in normaler Weise Früchte. Bei der Lage der inneren Blütenteile scheint Insektenbestäubung überhaupt ausgeschlossen zu sein. Staubfadenröhre und Griffel sind von der Carina fest umschlossen, ihr vorderes Ende ist auch nach oben zu ein Stück zugewachsen, so daß Antheren und Narbe ganz eingehüllt sind. Ein Freilegen dieser Teile durch Druck auf die Carina ist nach meinen Versuchen an zahlreichen Blüten unmöglich. Klappmechanismus,

Pumpvorrichtung und ähnliche Mechanismen, wie sie bei Schmetterlingsblütern sonst auftreten, sind nicht vorhanden. Die Blüte ist geruchlos, auch habe ich in ihr nie Honig bemerken können. Es bleibt also die Annahme übrig, daß trotz der äußeren Schauapparate Selbstbestäubung stattfindet, während die Pflanze in früheren Entwicklungsstufen durch Insekten bestäubt wurde. Für Autogamie spricht auch die Stellung der Narbe mitten zwischen den Antheren bei der geöffneten Blüte. Der Haarkranz, der die Narbe umschließt, unterstützt dabei in wirksamer Weise das Auffangen des Pollens. Die Pollenkörner sind ziemlich groß, im Durchschnitt 50—55 μ, und in den Pollenfächern in großer Zahl vorhanden. Sie haben die Form eines Tetraëders mit abgerundeten Ecken. Auf den Narben der geöffneten Blüten habe ich fast immer dichte Pollenmassen beobachten können. Ich habe dann eine ganze Reihe von Blüten, auf deren Narbe ich Pollen bemerkt hatte, mit dem Mikrotom geschnitten, ich konnte aber nie gut entwickelte Pollenschläuche beobachten, nur in einem Falle sah ich einen kurzen Pollenschlauch, der kaum erst über den Grund des Narbenköpfchens hinausgewachsen war. Hier können erst weitere Untersuchungen Klarheit schaffen.

Neben weißen Samen wurden auch die der schwarzsamigen Varietät ausgesät. Diese Pflanzen wichen in ihrem Verhalten in verschiedenen Punkten von den oben beschriebenen Verhältnissen der weißen Varietät ab. Die aus den schwarzen Samen gezogenen Pflanzen entwickelten sich von Anfang an langsamer, die Bildung der ersten normalen Laubblätter erfolgte später, ebenso das Umlegen der Pflanze und das Erscheinen der ersten Blüten. Die Blätter sind kleiner, auch etwas dunkler grün, das Mesophyll ist zwischen den Adern mehr aufgewölbt. Die Seitenzweige werden länger, machen auch nicht so scharfe Zickzackbewegungen, sie verbreiten sich mehr radial nach Art der Ausläufer, da die Internodien länger werden. Die Blüten stehen nicht so gehäuft in der Nähe der Hauptachse, sondern mehr an entfernteren Knoten, dort sind auch die meisten Früchte zu finden. Die Blüten sind deutlich kleiner als die der oben beschriebenen Varietät, Vexillum und Alae sind hell- oder dunkelviolett gefärbt oder gestreift, das Vexillum richtet sich beim Aufblühen nur wenig auf. Die Blüten machen einen unscheinbaren Eindruck, heben sich auch wenig von dem Grün des Sprosses und von der Farbe der Erde ab. Der innere Blütenbau und die Fruchtentwicklung entspricht im übrigen den Verhältnissen bei der weißen Varietät.

Da die Lebensbedingungen der Pflanze schwer zu treffen sind, gelang es mir zuerst nicht, Pflanzen weiter als bis zur Blüte zu bringen, erst als die Pflanzen einer lebhaften Besonnung ausgesetzt

wurden, kam es zur Fruchtbildung. Der warme Sommer 1915 trug viel dazu bei, daß sich die Pflanzen günstig weiterentwickelten. Nach mehrtägiger Blütezeit welkten die Blüten nur sehr langsam; während die Blütenteile noch in schlaffem, fleischigem Zustande erhalten blieben, trat oft schon aus dem Grunde der Carina der wachsende Fruchtknoten hervor, der an seiner Spitze noch längere Zeit den verwelkten Griffel mit der Narbe trug. Nach kurzem, geradlinigem Wachstum krümmt er sich stark erdwärts, so daß oft aus den noch normal aussehenden Blütenteilen der Fruchtknoten als gekrümmtes, 5 mm langes grünes Gebilde heraussieht. Es kommt nun zu der Bildung eines Gynophors wie bei Arachis hypogaea, indem sich der Grund des Fruchtknotens zu strecken beginnt und ein stengelartiges Organ bildet, das an seiner Spitze den Fruchtknoten trägt. Das Gynophor ist ein gerades, im Querschnitt fast kreisrundes, 1,5—2 mm dickes Gebilde von anfänglich grüner Farbe, das am oberen Teil behaart, unten kahl ist. Auf der Vorderseite läuft eine schmale Rinne entlang, die Fruchtanlage hebt sich schon beim jungen Gynophor deutlicher ab als bei Arachis (Taf. IX, Fig. 5), an dieser Stelle erscheint er etwas eingedrückt, so daß nach hinten zu eine scharfe Kante entsteht und nach vorn zu eine breite Fläche, wie auch der Querschnitt zeigt (Abb. 8). Die Spitze liegt nach vorn zu verschoben, dort sind auch die Reste des Griffels als kleiner Anhang von 0,5—1 mm Länge zu beobachten. Am oberen Ende des Gynophors bleiben die Reste des Kelches noch ziemlich lange erhalten.

Dieses Aussehen behält das Gynophor mit dem Fruchtknoten, bis letzterer in die Erde eingedrungen ist. Der in der Erde befindliche Teil erbleicht und färbt sich hellbraun, und nach Erreichung einer Tiefenlage von 1—2 cm beginnt der Fruchtknoten deutlich zu schwellen, so daß er keulenförmig aussieht. Dann stellt sich lebhaftes Wachstum auf der schmal zulaufenden hinteren Seite des Fruchtknotens ein, bis der nun auch in Länge und Dicke wachsende Fruchtknoten mit dem Gynophor einen Winkel von annähernd 90° bildet. Es werden meist zwei Samenanlagen ausgebildet, seltener nur eine. Der dem Gynophor näher liegende Same entwickelt sich schneller, so daß meist eine durch eine Einschnürung deutlich zweigliedrige Hülse entsteht, die zwei ungleiche Teile zeigt (Taf. IX, Fig. 5). Beide Hülsenglieder bilden oft auch einen stumpfen Winkel miteinander. Die Übergangsstelle vom Gynophor zur Frucht verbreitert sich mehr und mehr, so daß bei Kerstingiella ein allmählicher Übergang zu finden ist. Der Winkel der Hülse mit dem Gynophor verkleinert sich oft noch beim Dickenwachstum der Frucht. Die Spitze mit dem Griffelrest zeigt dabei stets nach oben. Die Hülse ist seitlich stark zusammengedrückt, so daß sie bei einer Höhe von 12—15 mm nur eine Dicke von 4—5 mm

aufweist. Die unreife Hülse ist blaßfarbig, weiß bis hellbraun, und ist an der Außenkante von einer Riefe überzogen, die häufig blaßrot gefärbt ist. Die Zahl der von einer Pflanze gebildeten Früchte ist sehr groß, ich zählte 25—88 Früchte und entwicklungsfähige Gynophore an den im September aus dem Boden genommenen Pflanzen, und dabei waren noch zahlreiche Knospen und Blüten vorhanden. Die meisten Gynophore und Früchte hatten sich im näheren Umkreise der Hauptwurzel gebildet.

Leider gelang es mir nicht, die Früchte bis zur Reife zu bringen, da sich nach Mitte September einige Male starke Nachtfröste einstellten, so daß die Pflanzen anfingen abzusterben. Nach Harms (5, S. 226) ist die Wandung der reifen Frucht gelblich oder schmutzig bräunlich weiß, dünn, zerbrechlich, krustenartig, etwas runzelig. Die Hülsenglieder sind durch eine dünne Querwand geschieden und enthalten einen Samen. Der kleine Same, der länglich-eiförmig und seitlich etwas zusammengedrückt ist, hat eine dünne Schale und einen kleinen länglichen Nabel.

Das Wachstum des Gynophors erinnert sehr an die Verhältnisse bei Arachis. Bei Kerstingiella liegen die Ansatzstellen der Blüten meist ziemlich nahe über dem Erdboden, auch sind die Blüten ziemlich deutlich seitlich an den Sprossen inseriert. Daher wachsen die jungen Gynophore wenig geradeaus, sondern biegen sich aus dem Blütengrunde heraus sofort nach dem Erdboden zu. Daß sich Gynophore erst über den Stengel hinwegkrümmen, wie Harms an konserviertem Material feststellte, habe ich nicht beobachten können. Die Wachstumsrichtung der Gynophore ist meist annähernd vertikal, bei den herausgehobenen Pflanzen sah man zwischen den Adventivwurzeln die zahlreichen Gynophore annähernd parallel senkrecht abwärts streben. Infolge der dicht über dem Erdboden liegenden Ansatzstelle erreichen die Gynophore nicht die Länge wie bei Arachis. Die durchschnittliche Länge betrug 3—5 cm, wovon 1—2 cm unter der Erde lagen. Ebenso wie bei Arachis bildet die Fruchtanlage eine für das Eindringen in den Boden geeignete Spitze; die seitliche Zusammenpressung gibt ihr hier mehr eine günstige Keilform. Die Wachstumszone liegt auch hier dicht über der Fruchtanlage, wie Tuschemarkierungen und anatomische Untersuchungen bewiesen (Abb. 5).

Die Ursache der Abwärtsbewegung der Gynophore wird wahrscheinlich auch positiver Geotropismus sein; denn bei einer umgekippten Pflanze wuchsen die Gynophore nicht in der Verlängerung der jetzt schräg stehenden Blattstiele weiter, sondern wendeten sich senkrecht abwärts. Das Umbiegen der Frucht in der Erde in eine annähernd horizontale Lage scheint auch eine Folge von Diageotropismus zu sein, da der ganze Vorgang wie bei Arachis abläuft. Einen exakten

experimentellen Beweis konnte ich bei Kerstingiella nicht erbringen, da sich die empfindliche Pflanze als nicht geeignet für Topfkulturen erwies.

Während bei Arachis nur solche Gynophore Früchte bilden, die in den Erdboden eindringen, können sich bei Kerstingiella alle Fruchtknoten weiterentwickeln. Einige Pflanzen waren beim Auflockern des Bodens mit den Adventivwurzeln aus dem Boden gerissen worden und waren durch das Übergewicht des Laubes umgekippt. Die schon angelegten Gynophore entwickelten sich normal weiter und erzeugten Früchte, wenn sie eine Länge von ungefähr 4 cm erreicht hatten. Es bildeten sich auch neue Gynophore, die sich genau so verhielten. Ich habe darauf einige Pflanzen mit den Adventivwurzeln aus dem Boden gehoben und an Pflöcken befestigt, so daß die Seitenzweige dem Boden ferngehalten wurden, es begann dieselbe Fruchtentwicklung, wie eben beschrieben wurde. Andere Pflanzen, die vor der Entwicklung von Blüten vom Erdboden ferngehalten wurden, und auch an der Bildung von Adventivwurzeln verhindert wurden, erzeugten keine Blüten und Früchte. Es scheint also, daß die Blütenbildung abhängig ist von der Ernährung der Pflanze durch die Adventivwurzeln. Bei den oben erwähnten Pflanzen, die ihre Früchte oberirdisch entwickeln, waren Adventivwurzeln in großer Zahl vorhanden. Daß eine gewisse Beeinflussung stattfinden muß, geht daraus hervor, daß die Pflanzen die größte Zahl von Blüten und Früchten aufwiesen, deren Seitenzweige durch die Adventivwurzeln fest an den Boden gepreßt wurden, so daß sie teilweise von Erde bedeckt waren. Es muß angenommen werden, daß diese Wurzeln zur Ernährung der Pflanzen

Abb. 5. $\frac{5\,0}{1}$.

beitragen, da sie auch, wie Harms (5, S. 225) feststellt, oft mit Wurzelknöllchen besetzt sind. Ich habe an den in unserm Garten gezogenen Pflanzen keine Knöllchen bemerken können, weder an Haupt- und Nebenwurzeln noch an den Adventivwurzeln, da auch bei dieser Pflanze in unserm Boden die erforderlichen Wurzelbakterien fehlen dürften. Die oberirdisch gebildeten Früchte glichen in Form und Größe vollständig den unterirdischen, nur waren sie lebhaft grün gefärbt und zeigten eine glattere Oberfläche. Ob sie sich bis zur vollen Reife weiterentwickeln, konnte wegen des vorzeitigen Welkens der Pflanzen bei unserm Klima nicht festgestellt werden, jedoch ist es anzunehmen, da sie auch im inneren Bau vollständig den unterirdischen glichen. Es stellten sich nur geringe anatomische Unterschiede heraus, wie unten gezeigt ist.

Wenn nur einige Zweige vom Boden abgehoben wurden, erzeugte die Pflanze neben den normalen unterirdischen Früchten noch oberirdische. Es ist also bei Kerstingiella möglich, die Geokarpie auf künstlichem Wege in Amphikarpie zu verwandeln.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die an dem kurzen Infloreszenzstiel befindliche Einzelblüte ist als sitzend zu bezeichnen, es liegen nur 2—4 Zellagen zwischen dem Fruchtknoten und der Ansatzstelle. Der Fruchtknoten ist ein gestrecktes, vorn spitz zulaufendes Organ, das in seiner Höhlung fast stets zwei Samenanlagen besitzt, die elliptische Form haben. Zwischen der Ursprungstelle des Fruchtknotens und der Höhlung liegen ungefähr 20 Zellagen. Die Epidermiszellen sind verhältnismäßig hoch und starkwandig. Im frühen Knospenzustande sind sie ohne Auswüchse, in den dicht vor dem Aufblühen stehenden Knospen sieht man Drüsenhaare in großer Zahl auftreten, die ganz nach dem Kolleteren-Typus gebaut sind. In den Knospen sieht man sie zunächst als einfache Ausstülpungen auftreten, die sich dann verlängern und Querwände einschieben. Diese Drüsenhaare bilden sich in älteren Stadien des Fruchtknotens in großer Zahl und zeigen verschiedenartige Formen (Abb. 6). Sie umgeben nicht den ganzen Fruchtknoten, sondern sind nur an der Seite zu finden, die der Ansatzstelle der Samen gegenüberliegt, wenn man einen medianen Längsschnitt ausführt. Wie Querschnitte zeigen, bedecken die Drüsenhaare drei Seiten des Fruchtknotens, nur die nach vorn gerichtete, nicht zugespitzte Seite, die die Bauchnaht trägt, bleibt frei (Abb. 8). Die Drüsenhaare sind ausgebildet in der Zone von der Spitze des Fruchtknotens bis zu dem der Spitze abgekehrten Ende der Fruchtknotenhöhlung, weiter entfernt von der Spitze treten sie nur noch vereinzelt auf. Die Zellen der Drüsenhaare zeigten bei dem in Alkohol konservierten Material einen gelb gefärbten Inhalt,

über dessen Natur ich nichts feststellen konnte. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Ausscheidungen der Drüsenhaare das Ein-

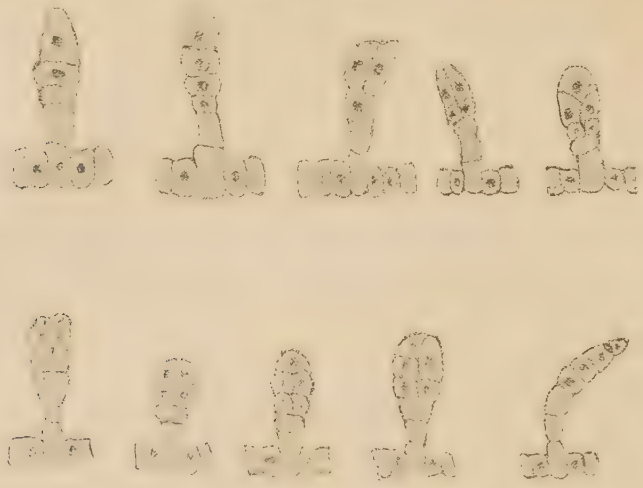


Abb. 6. $\frac{100}{1}$.

dringen der Gynophore in die Erde erleichtern, dafür spricht auch ihre Stellung an den Flanken des Fruchtknotens, die beim Eindringen in die Erde vorangehen. Nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde erkennt man zu Anfang noch einige Überreste, die aber bald verschwinden. Die Wandung des Fruchtknotens wird in dem jungen Stadium von annähernd gleichgestalteten, im Längsschnitt rechteckigen Zellen gebildet, deren Längsdurchmesser wenig größer ist als der Querdurchmesser. In einer Entfernung von 12—16 Zelllagen von der Fruchtknotenhöhlung ist schon im Knospenstadium die Streckungszone zu erkennen, zahlreiche Querwände werden hier eingeschoben. Die längs verlaufenden Gefäßbündel mit zahlreichen Querverbindungen werden bei Kerstingiella schon in ziemlich frühen Stadien des Fruchtknotens ausgebildet. Die Gefäßbündel werden auf der Innenseite begleitet von Gerbstoffzellen und Gerbstoffschläuchen, die sehr breit und inhaltsreich sind und teilweise auch innerhalb der Gefäßbündel auftreten.

Nach dem Welken der Blütenteile wächst der Fruchtknoten durch eingeschobene tangentiale Wände in die Dicke und durch radiale Wände noch etwas in die Länge (Abb. 5). Auf diesem Stadium bleibt er nun während des ganzen Längenwachstums des Gynophors stehen. Die Zellen der Fruchtknotenwand ordnen sich in deutlichen Längsreihen an, der Griffelrest ist noch in einer ziemlich großen Länge erhalten. Die Streckungszone des Gynophors hat ihre Lage dicht hinter den Samenanlagen behalten.

Wenn der Fruchtknoten den Erdboden erreicht, so biegt sich der Griffelrest um und schließt sich durch Wundgewebe ab. Das Gewebe der Fruchtknotenwand hat sich weiter differenziert, an der Außenseite der Gefäßbündel haben sich Bastsränge von größerer Breite ausgebildet, und zahlreiche Gerbstoffschläuche begleiten die Gefäßbündel und umziehen die Fruchtknotenhöhlung. In diese hinein schieben sich von der Wandung aus die ersten Markzellen. Die Kutikula ist an der Fruchtknotenspitze von Kerstingiella viel dünner als bei Arachis.

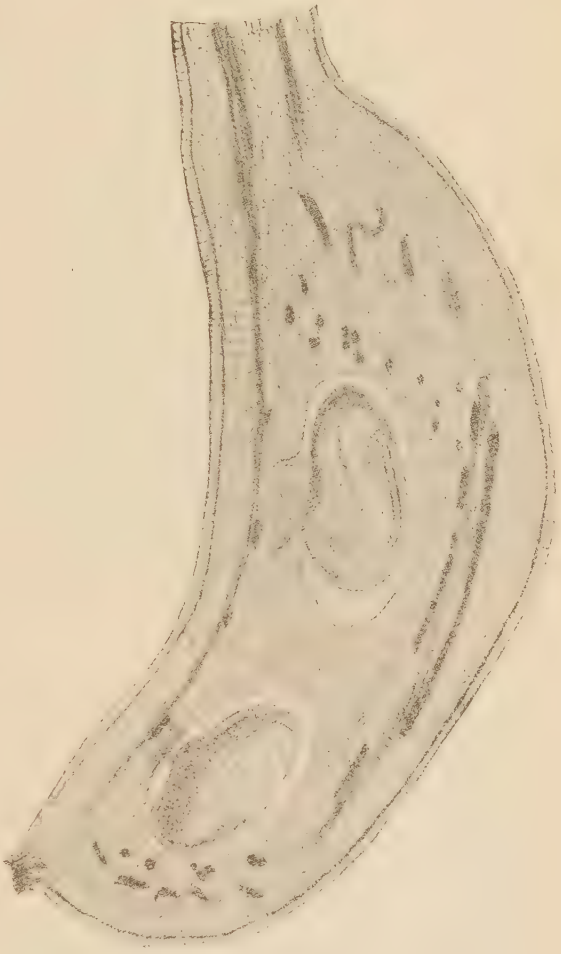


Abb. 7. $\frac{3,5}{1}$.

Bald nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde beginnt die Umbiegung auf der spitz zulaufenden hinteren Seite, die den Samenansatzstellen gegenüberliegt. Das größte Wachstum findet etwas unter der Übergangsstelle vom Gynophor zur Frucht statt, so daß sich die ganze Frucht aufwärts biegt (Abb. 7). Sodann findet ein lebhaftes Wachstum auf der ganzen Unterseite der Frucht und im Markgewebe statt, es schiebt sich auch zwischen die durch das Wachstum der Frucht weiter voneinander entfernten Samen. Die beiden Samenanlagen werden dicht umschlossen von vielfach verzweigten Baststrängen und von einem dichten Netz von Gerbstoffschläuchen, die man auf Längs- und Querschnitten immer in großer Zahl trifft.

Im späteren Stadium der Fruchtentwicklung wachsen die neu angelegten Zellen der Fruchtknotenwandung und des Marks zu voller

Größe heran und runden sich ab, so daß die Frucht ihre endgültige Form und Größe erhält. Unter der Epidermis bildet sich Phellogen, und es setzt eine lebhafte Korkbildung ein. Nach der Abstoßung der Epidermis entsteht Schuppenborke, die sich nach und nach ablöst, so daß schon die unreife Frucht eine unebene Oberfläche zeigt.

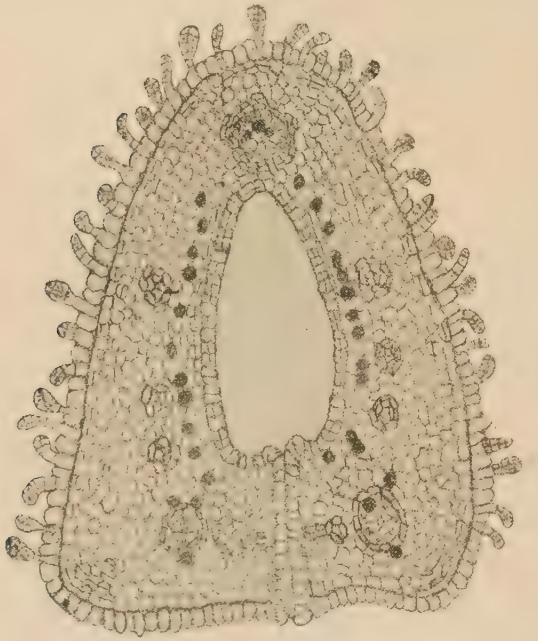


Abb. 8. $\frac{60}{1}$.

Schneidet man einen jungen Fruchtknoten unweit der Spitze quer, so erkennt man die auffallend hohen Epidermiszellen mit den oben beschriebenen Drüsenhaaren (Abb. 8). Auf der breiten, nach vorn liegenden Seite sieht man deutlich die Naht, die man schon makroskopisch als Riefe auf der ganzen Vorderseite des Gynophors und Fruchtknotens erkennen kann. Das Dickenwachstum erfolgt durch Einschaltung tangentialer Wände in den obersten Zellschichten unter der Epidermis, besonders auffallend in den drei Zuspitzungen und in der Umgebung der Fruchtknotenhöhlung. 10—14 Gefäßbündelstränge verschiedener Dicke und zahlreiche Gerbstoffschläuche umgeben die Höhlung.

Weiter oben verliert sich die einseitige Zuspitzung des Fruchtknotens, und der Querschnitt nähert sich mehr der Kreisform. Die Höhe der Epidermiszellen und ihre Starkwandigkeit bleibt erhalten, Drüsenhaare werden nur noch in geringerer Zahl gebildet. Die Nahtstelle ist weniger deutlich zu erkennen, die Zonen des Dickenwachstums sind dieselben, durch mehr oder weniger starken Zuwachs von Zellen entstehen Vorsprünge verschiedener Größe.

Das über dem Fruchtknoten quer geschnittene Gynophor zeigt ein Organ, das ebenso wie bei Arachis durch seine Festigkeit für das Eindringen der Frucht in den Boden gut geeignet ist (Abb. 9). Ein Querschnitt zeigt dieselben Verhältnisse wie der Stengel einer dikotylen Pflanze, der Ring der Festigkeitselemente ist noch dichter geschlossen als bei Arachis. Die Zellen der Epidermis sind nicht so hoch wie

bei dem Fruchtknoten, die Rinde hat eine Dicke von 8—12 Zellagen, die Zellen sind im Querschnitt kreisförmig. Die Zahl der Gefäßbündel

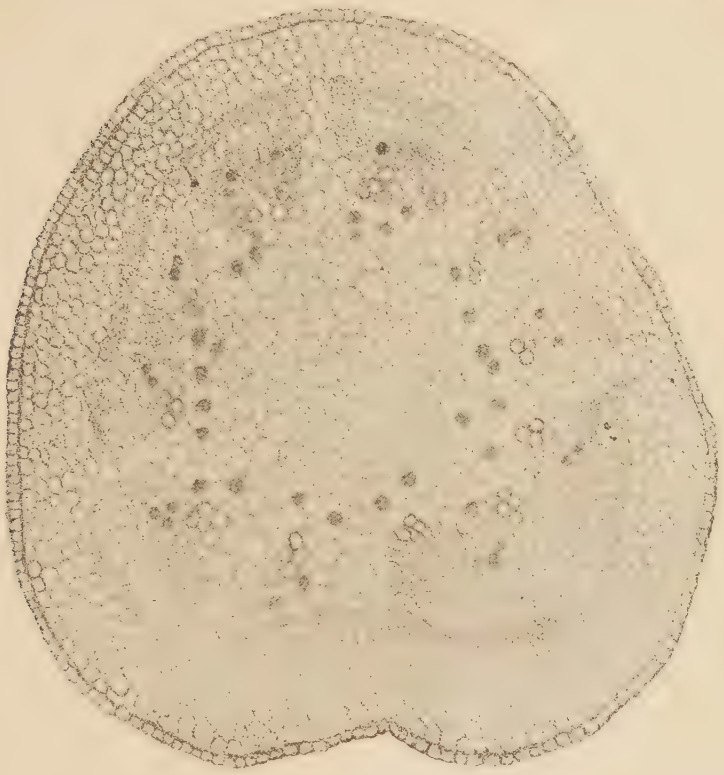


Abb. 9. $\frac{50}{1}$.

ist eine wechselnde und bei älteren Gynophoren schwer festzustellen, da die benachbarten vielfach miteinander verschmelzen, gewöhnlich sind es 10—14. Zwischen den Gefäßbündelkomplexen liegen 6—8 Markstrahlen, die meist aus einer einzigen Zellreihe bestehen, seltener aus zwei. So bilden die Holzteile zusammen einen fast geschlossenen Festigungsring. Über den Gefäßbündeln liegen, durch 2—3 Zellagen getrennt, Gruppen von Bastfasern, die bei älteren Gynophoren stark verholzt sind. Sie enthalten 3—4 Zellschichten und tragen als fast geschlossener Ring zur Festigung des Gynophors bei. Das Mark besteht aus großlumigen Zellen, die im Querschnitt kreisförmig sind, sie sind dicht mit Stärke gefüllt. Auf der Innenseite der Gefäßbündel und innerhalb derselben sieht man zahlreiche Gerbstoffschläuche, die hier noch reichlicher sind als bei Arachis.

Die Früchte, die sich oberirdisch entwickeln, gleichen größtenteils im anatomischen Bau den unterirdischen. In verschiedenen Punkten

unterscheiden sie sich von diesen. Die Gynophore bilden in großer Zahl Lentizellen aus, die man fast auf jedem Schnitt trifft. Bei der Frucht kommt es zu lebhafterer Korkbildung, die Durchlüftung der Frucht geschieht durch Bildung von Korkrissen. Bei der oberirdisch bleibenden Frucht sind die Drüsenhaare länger zu beobachten, ehe sie vergehen.

Die embryologischen Verhältnisse wurden nicht untersucht. Die Ausbildung des Embryos hatte anscheinend in dem Stadium, das die Pflanzen erreicht hatten, noch nicht begonnen.

3. Trifolium subterraneum.

Beschreibung der Pflanze.

Trifolium subterraneum L. ist eine im Mittelmeergebiet weitverbreitete Pflanze von einjähriger Lebensdauer. Sie gehört nach Engler-Prantl (23, S. 253) zur Sektion Calycomorphum. Die Pflanze hat einen rasenartigen Wuchs und entsendet eine große Zahl niederliegender Zweige radial nach allen Richtungen. Die Seitenzweige, deren Internodien ziemlich lang sind, erreichen eine Länge von 40—50 cm. Die einzeln stehenden Blätter haben lange, aufwärtsstehende Stiele und bilden vor allem in der Nähe des Ursprungs der Pflanze ein dichtes Blätterdach. Die Blätter haben die typische dreizählige Form, zeigen auch wie die unserer heimischen Arten oft rote bis dunkelbraune Zeichnungen auf der Oberseite. In den Blattwinkeln entspringen einzeln die Blütenköpfchen, die armblütig sind und meist nur 3—5 Blüten aufweisen, die fast sitzend sind. Nach dem Verblühen biegt sich der Infloreszenzstiel erdwärts, dann klappen die fertilen Blüten zurück, und es bilden sich nach und nach verschiedene Reihen steriler Blüten, die gleichfalls zurückklappen und die Samenanlagen einschließen. Das ganze Köpfchen ist während dieser Entwicklung in den Boden eingedrungen und hat einen Durchmesser von 12—15 mm erreicht, wenn die Samen zur Reife gelangt sind. Nach dem Vergehen der Pflanze und der Fruchtstiele bleiben die Köpfchen in der Erde liegen, und die Samen keimen an Ort und Stelle.

Die Kultur der Pflanzen erfolgt im Botanischen Garten zu Halle in offenen Kästen in sandgemischtem Boden. Wenn die Pflanzen luftig stehen und nicht zu feucht gehalten werden, entwickeln sie den ganzen Sommer hindurch bis in den Herbst hinein zahlreiche Blütenköpfchen und Früchte. Zu Topfkulturen erwiesen sich die Pflanzen als nicht besonders geeignet. In Töpfen entwickelten sich nur kümmerliche kleinblättrige Exemplare mit sehr kurzen Seitenzweigen. Nach der Erzeugung einer Blüte oder einiger, die sich vorzeitig entwickelten, gingen die Pflanzen meist ein.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Der Vorgang des Eingrabens der Blütenköpfchen von Trifolium subterraneum ist ein sehr eigenartiger, er ist schon wiederholt näher beobachtet und beschrieben worden, so von Warming (24), Glaab (25), genauer von Charles Darwin (7, S. 439), Gibelli und Belli (11), ferner von Roß (26), den Belli (27) in verschiedenen Punkten richtigstellt. In den Darstellungen der verschiedenen Autoren finden sich verschiedene Widersprüche und Lücken, es bedarf daher einer genaueren Klarlegung der Verhältnisse.

Nachdem die Pflanze niederliegende Seitenzweige gebildet hat, beginnen sich in den Blattwinkeln der einzeln stehenden Blätter einzeln die unscheinbaren Blütenanlagen zu zeigen. Das ungeöffnete Blütenköpfchen hat zunächst einen sehr kurzen Infloreszenzstiel, und die 3—5, meist 4, fast sitzenden Einzelblüten, die eine bleiche Farbe haben, sind dicht aneinandergelegt. Die eingeklappten Blütenblätter werden von den langen, behaarten Kelchzipfeln überragt. Die Einzelblüten legen sich nahezu in eine Ebene, so daß das Blütenköpfchen eine breite und eine schmale Seite aufweist. In der Zeit, wenn sich die Blüten entfalten, streckt sich der oben weißlich behaarte, unten kahle Köpfchenstiel bedeutend in die Länge, bis er 2—3 cm lang ist. Er steht entweder gerade aufwärts oder hat eine einfache)- oder S-Krümmung, doch immer so, daß das Blütenköpfchen senkrecht auf dem höchsten Punkt steht. Während der Blütezeit haben sich die Einzelblüten auseinandergebogen, so daß das Köpfchen einer ausgespreizten Hand gleicht. Auch jetzt bleiben die Einzelblüten noch annähernd in einer Ebene stehen. Während der Blütezeit überragen die weißlich-gelblichen Blütenblätter die fünf borstenartigen Kelchzipfel (Taf. IX, Fig. 6, Stadium 2). In dieser Stellung verharrt die Blüte ungefähr einen Tag, dann beginnt sich der Infloreszenzstiel bogenförmig nach dem Erdboden zu krümmen (Stadium 3—4). Die Krümmung erfolgt seltener senkrecht abwärts, sondern in den meisten Fällen schräg nach dem Erdboden zu. Die Krümmungszone liegt anfänglich ungefähr 1 cm hinter dem Köpfchen und rückt immer weiter nach hinten, da der Infloreszenzstiel vorn weiterwächst (Taf. IX, Fig. 6). Während des Abwärtsbiegens welken die Blumenblätter, bleiben aber noch ziemlich lange erhalten, die Einzelblüten biegen sich soweit zurück, daß sie mit dem Infloreszenzstiel einen Winkel von 90° bilden. Mit der Rückwärtsbewegung ist gleichzeitig eine solche nach außen verbunden, so daß die Blüten radial von dem Ende des Stiels ausstrahlen. In der Mitte der auseinandergespreizten Blüten liegt ein schon in früheren Blütenstadien sichtbares weißes kegelförmiges Gebilde, das keinerlei Differenzierung aufweist (Stadium 4). In diesem Stadium der weitgespreizten Einzelblüten verharrt das

Köpfchen, bis es durch weiteres Wachstum des Infloreszenzstiels unterhalb der Krümmungsstelle bis dicht über den Erdboden gelangt ist. Jetzt klappen die Blüten ganz zurück, bis sie dem Infloreszenzstiel dicht anliegen (Stadium 5). Während dieses Zurückklappens beginnt sich von dem mittelständigen bleichen Knöpfchen ein Kranz von zugespitzten weißen Gebilden abzuheben, bis diese ungefähr senkrecht zum Infloreszenzstiel stehen. Ihre Enden biegen sich ein wenig hakenförmig nach hinten um.

In diesem Zustande hat die Spitze des mittleren Knöpfchens den Erdboden erreicht, und nun dringt es durch weiteres Wachstum des Infloreszenzstiels senkrecht oder häufiger schräg in den Boden ein, in dem es schon nach 3—6 Tagen verschwunden ist. Während des Eindringens in den Boden hat sich der erste Kranz weißlicher Gebilde ganz zurück gelegt gegen den Kranz der Blüten, es haben sich von dem mittleren Kegel dann nach und nach noch mehrere Reihen blasser spitzer Gebilde abgelöst und sind zurückgeklappt. In der Erde entstehen noch zahlreiche solche Gebilde und hüllen die zurückgeklappten Blüten ein, so daß sich ein dichtes Köpfchen bildet (Stadium 7—9). Diese blassen zugespitzten Körper hat schon De Candolle richtig als sterile Blüten bezeichnet, weiter unten soll die Richtigkeit der Annahme bewiesen werden. An ihrer Spitze zeigen sich im Laufe der Entwicklung fünf Höcker, die sich zu klauenartigen Organen verlängern und schließlich als mehrere Millimeter lange rückwärts gekrümmte Gebilde sternförmig ausstrahlen. In ihrer Mitte befindet sich ab und zu ein kleiner undifferenzierter Höcker. Erstere sind die umgewandelten Kelchzipfel, letzterer stellt die Rudimente der inneren Blütenteile dar. Die sterilen Blüten mit den Kelchzipfeln sind zuerst weich und schwach behaart, später verholzen sie stark und verlieren die Behaarung. Daß diese Haare die Fähigkeit der Absorption haben sollen, wie Charles Darwin (7, S. 441) annimmt, ist nach ihrem Bau und ihrer geringen Zahl unwahrscheinlich, wie schon Belli (27, S. 437) vermutet. Allmählich entwickeln sich 5—6 Reihen von je 10—12 sterilen Blüten, so daß in jedem Köpfchen 60—80 zu zählen sind. Sie klappen scharf nach hinten, so daß die sich entwickelnden Samen fest umschlossen sind. Das reife bleiche Köpfchen hat einen Durchmesser von 12—15 mm, ist kugelförmig und nach dem Zurückklappen aller sterilen Blüten vorn abgeplattet. Die ersten Reihen bleiben auf den ersten Entwicklungsstufen stehen, nach hinten schreitend ist die Entwicklung eine immer vollkommenere, so daß man an einem reifen Köpfchen alle Zwischenstufen findet. Der mittlere Vegetationskegel wird bei der Bildung der sterilen Blüten völlig aufgebraucht, die Mitte des reifen Köpfchens bildet eine fleischige Masse, die von zahlreichen Gefäßbündeln und mechanischen Strängen

durchzogen wird. Köpfchen, die aus der Erde gezogen werden, sind dicht mit Erde umgeben, die von den sterilen Kelchen festgehalten wird. Wenn die Zweige aus dem Boden gerissen werden, sind die Köpfchen auch im trocknen Zustande mit Erde bedeckt. Sie gleichen dann kleinen Erdklümpchen, sind so der Sicht körnersuchender Tiere entzogen und finden auch über der Erde günstige Keimungsbedingungen, da die erhalten bleibenden sterilen Blüten für Festhaltung der Feuchtigkeit sorgen. Noch günstiger sind natürlich die Keimungsbedingungen für die in der Erde liegenden Köpfchen. Der Fruchtstiel vergeht bald dicht hinter dem Köpfchen, so daß in einer günstigen Tiefe von 1—2 cm die Keimung erfolgen kann.

Trotzdem die Pflanze ihre Samen nahe an ihrer Ursprungsstelle in die Erde versenkt, findet doch eine langsame Verbreitung statt. Die Seitenzweige erreichen eine Länge von 50 cm, bei einer Länge der Internodien von 6—8 cm werden die Samen in größeren Abständen ausgelegt. So findet eine langsame Wanderung der Pflanze statt.

Ein Vergleich der sterilen Blüten mit den fertilen zeigt entwicklungsgeschichtlich und anatomisch gleiche Verhältnisse. Wie weiter unten gezeigt wird, gleichen die sterilen Blüten in ihrer Anlage völlig den fertilen, nur im Laufe der weiteren Entwicklung stellen sich Unterschiede ein. Die fertile Blüte ist fast sitzend, während die sterile einen mehrere Millimeter langen ziemlich starken Stiel entwickelt. Im anatomischen Bau gleicht dieser ganz dem kurzen Stiel der fertilen Blüte. Im Querschnitt zeigen beide dieselbe elliptische Form und im Innern drei kreisrunde Gefäßbündel, wie Abb. 16 für die sterilen Blüten zeigt. Die 5 Kelchzipfel der fertilen Blüte, die an dem röhrenförmigen Kelch sitzen, sind lang und borstenförmig. Bei der sterilen Blüte wird keine Kelchröhre ausgebildet, sondern die hier starren, dickeren Kelchzipfel, die sternförmig auseinanderstrahlen, sitzen unmittelbar an dem Blütenstiel. Die inneren Blütenteile fehlen den sterilen Blüten ganz, sie sind nur ab und zu angedeutet durch einen rudimentären Höcker in der Mitte der Kelchzipfel. Bei den fertilen und sterilen Blüten zeigen die Kelchzipfel ebenfalls gleichen anatomischen Bau.

Der mechanische Vorgang beim Eindringen des Köpfchens in die Erde erfolgt folgendermaßen. Die kegelförmige Spitze der noch im jugendlichen Stadium befindlichen sterilen Kelche wird durch das Wachstum des unteren Teils des Infloreszenzstiels zunächst fest an den Boden gepreßt, der erste Kranz steriler Blüten klappt zunächst bis zur Horizontalen zurück. Die dicht zusammenstehenden sterilen Blüten bilden eine feste Spitze, die wahrscheinlich durch die Aussonderungen von zahlreichen Kolleteren mit einer Schleimschicht überzogen wird (Abb. 15). Die Wachstumszone des Infloreszenzstiels liegt,

wie Markierungsversuche und anatomische Untersuchungen ergaben, bei dem der Erde angepreßten Köpfchen in der Zone dicht hinter dem Köpfchen, bis höchstens 1 cm von ihm entfernt. Durch starkes Wachstum wird nun der spitze Kegel in die Erde geschoben. Der abgespreizte erste Kranz von sterilen Blüten bildet dabei kein Hemmnis, da er gleichzeitig zurückklappt und sich gegen die fertilen Blüten legt. Beim weiteren Eindringen lösen sich die nächsten Reihen von sterilen Blüten ab, die in der Mitte stehenden bilden aber stets einen festen Kegel. Das Zurückklappen der sterilen Blüten erfolgt durch aktives Wachstum der unteren, erdwärts gerichteten Seite. Es ist anzunehmen, daß dieses aktive Zurückklappen das Eindringen des Köpfchens in den Boden noch unterstützt. Die starke Streckung des Infloreszenzstiels schiebt das Köpfchen in die Erde, der Gegendruck der nach hinten klappenden sterilen Blüten hilft dabei nach, so wie das Rückwärtsschlagen der Arme den Schwimmer vorwärts bringt. Eine solche aktive Hilfe der sterilen Blüten nahm schon Charles Darwin an (7, S. 443): „Die zentralen, starren abortiven Blüten, von denen eine jede in fünf langen Klauen endigt, krümmen sich aufwärts nach dem Stiele zu, und indem sie dies tun, können sie nicht anders als den Kopf in eine größere Tiefe hinabziehen. ... Die abortiven Blüten wirken hiernach ähnlich wie die Hände des Maulwurfs, welche die Erde zurück und den Körper vorwärts zwängen.“ Daß die sterilen Blüten mit ziemlicher Kraft zurückklappen, zeigt sich darin, daß sie kräftig zurückfedern, wenn man sie umbiegt. Sie wachsen stark in die Länge und Dicke und besitzen starke mechanische Elemente. Beim Zurückklappen der sterilen Blüten wird die dazwischen liegende Erde fest eingepreßt, auch Steinchen, Holzteile usw. werden mit nach rückwärts genommen, so daß sich in dem fertigen Köpfchen zwischen den einzelnen Reihen steriler Blüten Schichten von Erdteilchen befinden, die mit großer Gewalt festgehalten werden. Solche Köpfchen, die ich für meine Untersuchungen aus der Erde nahm, konnten nur durch Ausspritzen mit einem starken Wasserstrahl von den eingepreßten Teilchen befreit werden.

Über die beeinflussenden Faktoren bei der Umbiegung des Infloreszenzstiels hat sich nichts Genaues feststellen lassen. Charles Darwin (7, S. 440) meint, daß die Blüten zunächst durch positiven Heliotropismus aufwärts wachsen und daß die Abwärtskrümmung nach dem Verblühen vom Licht unabhängig ist, sondern daß hier positiver Geotropismus die Ursache ist. Daß negativer Phototropismus nicht die Ursache der Umkrümmung sein kann, bestätigten auch meine Versuche. Sowohl Pflanzen, die ganz verdunkelt wurden, oder bei denen einzelne Seitenzweige vom Licht abgeschlossen wurden, als auch abgeschnittene Blüten, die einige Tage in die Dunkelkammer

gestellt wurden, wobei die Infloreszenzstiele festgelegt waren, bogen sich genau so abwärts wie die im Licht wachsenden. Einige im Topf gezogene Pflanzen mit jungen Blüten wurden im Klinostat gedreht, jedoch gingen sie vorzeitig ein, da sich die Pflanze, wie oben erwähnt wurde, nicht für Topfkulturen eignet. Eine Blüte kam allerdings bis zum Aufblühen und bog sich trotz der Drehung nach dem Verblühen um, jedoch sind hieraus noch keine sicheren Schlüsse zu ziehen, da die umgebogene Blüte nachher im Wachstum stehen blieb und einging. Dieser Versuch würde gegebenenfalls dafür sprechen, daß die Umbiegung des Köpfchenstiels eine autonome Bewegung ist, wie auch Belli (27, S. 450) schon andeutet. Dafür, daß nicht positiver Geotropismus die richtende Ursache ist, scheint mir der Umstand zu sprechen, daß die Infloreszenzstiele die verschiedensten Winkel, vom rechten bis zum großen stumpfen, mit der Erdoberfläche bilden. Jedoch ist noch kein abschließendes Urteil zu geben.

Wie bei Arachis und Kerstingiella versuchte ich auch bei Trifolium subterraneum die Blütenköpfchen am Eindringen in den Boden zu hindern. Ich legte Glasscheiben unter einzelne Köpfchen, ehe diese den Boden erreicht hatten. Nach dem Auftreffen auf die Scheibe verlängerte sich der Infloreszenzstiel, und es gelang ihm in einzelnen Fällen, das Köpfchen über den Rand hinweg in den Boden zu bringen, der Stiel erreichte so öfter eine Länge von 12—15 cm. Wenn die Köpfchen den Boden nicht erreichten, entwickelten sie sich doch weiter und erzeugten Samen, die von sterilen Blüten in normaler Weise umgeben waren. Ebenso führte ich verschiedene Blütenköpfchen in Glasröhren von 1 cm Durchmesser. Die sterilen Kelche klappten trotz der Enge der Röhre normal zurück, und es kam zur Ausbildung eines Köpfchens und reifer Samen. Unter natürlichen Umständen kam es auch vor, daß Köpfchen am Eindringen in den Boden verhindert waren, wenn sie auf Mauerwerk, Steine, Holzstückchen oder harte moosbewachsene Erdstellen stießen. Es kam in allen beobachteten Fällen zur Samenreife. Nachzählen bei einer Anzahl oberirdisch gebliebener Köpfchen ergab eine nicht abweichende Durchschnittszahl der sterilen Blüten, auch die Zahl der entwickelten Samen war eine normale. In verschiedenen Punkten unterschieden sich diese Köpfchen von den unterirdischen. Das Köpfchen blieb kleiner, zeigte im Durchschnitt nur 1 cm Durchmesser, und ergrünte. Der geringere Umfang rührte teils von den kleineren Samen her, teils von den kleiner bleibenden sterilen Blüten. Während deren Stiele bei den unterirdischen Köpfchen durchschnittlich 7 mm lang sind, sind es hier höchstens 4 mm, auch bleiben sie dünner. Die Ausbildung der Kelchzipfel ist eine andere. Bei den unterirdischen Köpfchen sind sie straff, klauenartig und durchschnittlich 2—3 mm lang, bei den ober-

irdischen sind sie schlaff, schlangenartig gewunden und 4—5 mm lang. Auch sind sie im Unterschiede von den unterirdischen dicht mit langen weißen Haaren besetzt. Mit Hilfe dieser Einrichtungen verschlingen sich die sterilen Blüten fest, so daß sie schwer voneinander zu trennen sind. Auch die in Alkohol aufbewahrten einzeln losgelösten Blüten verflechten sich noch ganz fest miteinander. Die fest miteinander verflochtenen haarigen sterilen Kelche werden den Samen genügende Feuchtigkeit gewährleisten, für die bei den unterirdischen Samen ohnedies gesorgt ist. Die Samen der oberirdischen Köpfchen kommen zu voller Entwicklung, bleiben aber kleiner. Eine Gewichtsprobe ergab erhebliche Unterschiede. 50 Samen von normalen Köpfchen wogen 384 mg, einer also 7,7 mg; 50 Samen von oberirdischen Köpfchen hatten ein Gewicht von nur 269 mg, einer im Durchschnitt 5,4 mg, das sind fast 30% weniger. Roß (26) behauptet, daß diese oberirdisch gereiften Samen nicht keimfähig sind, Belli (27, S. 439) zeigte, daß diese zu normaler Keimung gebracht werden können, wenn man die Samenschale gegenüber der Mikropyle einschneidet. Nach meinen Feststellungen bedarf es dieser Maßnahme gar nicht. Ich habe eine gleiche Zahl von Samen beider Sorten ausgesät und es kam von beiden der annähernd gleiche Prozentsatz zur Keimung: Von 50 oberirdisch gereiften Samen keimten innerhalb drei Wochen 22, von 50 unterirdisch gereiften 24 in derselben Zeit. Die Keimpflanzen der letzteren Art waren, der Samengröße entsprechend, kleiner, aber sie entwickelten sich normal weiter wie die der ersteren Art. Ich untersuchte, ob anatomische Unterschiede im Bau der Samenschale beider Sorten zu finden waren, der Bau war ein gleicher. Dieses Resultat weicht ab von dem von Grimbach (28) bei der amphikarpen Cardamine chenopodifolia gewonnenen, da dort auffallende anatomische Unterschiede im Bau der Samenschale der ober- und unterirdischen Samen auftreten. So ist es also auch bei Trifolium subterraneum möglich, die Geokarpie auf künstlichem Wege in Amphikarpie zu verwandeln.

Der Vergleich der eigenartigen Erscheinungen bei Trifolium subterraneum mit ähnlichen Erscheinungen bei verwandten Arten läßt den Schluß zu, daß das Zurückklappen der Blüten, die Ausbildung steriler Blüten und das Versenken der Früchte in die Erde das Produkt einer langen phylogenetischen Entwicklung ist, wie schon Gibelli und Belli (11, S. 200) andeuten. Das Zurückklappen sämtlicher Blüten eines Köpfchens können wir schon bei unserm heimischen Trifolium hybridum, noch deutlicher bei der Varietät T. elegans beobachten. Nach dem Abblühen klappt der erste Kranz von Blüten mit den kurzen Blütenstielen zurück, so daß sie dicht dem Infloreszenzstiel anliegen. Dann folgen die nächsten Reihen, bis alle

Blüten rückwärts gerichtet sind. Diese Eigenart zeigen nach Engler-Prantl (23, S. 251) die meisten der ungefähr 50 Arten der Sektion der Amoria. Einen weiteren Schritt bemerken wir in der Sektion Calycomorphum, die Engler-Prantl (23, S. 253) und Gibelli und Belli (11, S. 173) behandeln. Es kommt neben 1—2 Reihen fertiler Blüten zur Ausbildung von innen stehenden sterilen Blüten. Diese werden bei den meisten Arten vor der Entwicklung der fertilen Blüten gebildet, nehmen nachher nur an Größe zu, klappen nach dem Verblühen der fertilen Blüten zurück und verholzen stark. Bei T. globosum, T. meduseum, T. pilulare, T. radiosum und T. eriosphaerum sind die Zipfel der sterilen Blüten stark behaart, das Köpfchen wird bei der Reife ein haariges Gebilde, das vom Winde fortgetrieben wird, um entfernt von der Mutterpflanze zu keimen. Gegenüber diesen Anemopeta werden die Fruchtköpfchen der Geotropa, zu denen T. chloroticum gehört, durch eine Umkrümmung des Fruchtstiels an die Erde gepreßt, aber nicht in diese hineingetrieben. Sie werden nur passiv durch den Regen in die Erde gewaschen, wenn sie noch an der Mutterpflanze befestigt sind. Ihre sterilen Blüten sind sehr stark verholzt und unbehaart. Allen diesen Arten, die als Carpoepigaea (Nob.) zusammengefaßt werden, stehen die Carpohypogaea (Nob.) gegenüber, zu denen nur T. subterraneum gehört. Es zeigen sich zwei neue Erscheinungen: die sterilen Blüten sind zur Zeit des Aufblühens der fertilen nur rudimentär vorhanden, und die Blütenköpfe werden aktiv in den Boden versenkt. So stellt T. subterraneum unter den verwandten Arten die mit der am weitesten gehenden Spezialisierung dar.

Es wurden auch Untersuchungen über die Befruchtung von Trifolium subterraneum angestellt. Wie schon Gibelli und Belli (11, S. 196) vermuteten, findet eine Bestäubung der Blüten durch Insekten nicht statt. Ich habe an den Blüten kaum Insekten beobachtet, die dafür in Frage kämen. Ich bedeckte auch mehrere Pflanzen im Kulturbeet, wie es mit Arachis und Kerstingiella geschehen war, mit engmaschigen Drahtgazekästen und konnte beobachten, daß sich in ganz normaler Weise Samen bildeten. Die Antheren enthalten reichlich Pollen, die Pollenkörner, die eine elliptische Form haben, sind 22—27 μ groß. Die Lage der inneren Blütenteile ist so, daß Selbstbestäubung gut möglich ist. Die zungenförmige Narbe steht in einer Höhe dicht neben den Antheren. Die Öffnung der Pollenfächer erfolgt in dem Stadium des Blütenköpfchens, wenn die Einzelblüten noch aufrecht stehen und handförmig auseinander gespreizt sind. Bei allen Blüten dieses Stadiums, die ich untersuchte, machte ich die eigenartige Beobachtung, daß eine große Zahl von Pollenkörnern nach der Öffnung der Theken Pollenschläuche getrieben hatten, die nach allen Richtungen in den

Raum strahlten, zum Teil daher auch auf die Narbe zu. Ob solche Schläuche in die Narbe eindrangen, konnte ich nicht feststellen, wohl aber lagen auf der Narbe jedesmal dichte Pollenmassen, die auch Schläuche getrieben hatten, einige derselben waren auch in die Narbe eingedrungen. Wie der Befruchtungsvorgang weiter verlief, konnte nicht festgestellt werden. Auch in dem Stadium der Umbiegung des Köpfchenstiels konnte die Bildung von Pollenschläuchen noch gut beobachtet werden. Die Schläuche schienen nur aus der Öffnung der Theken hervorzukommen, durch die Antherenwand habe ich sie nicht wachsen sehen. In den Pollenfächern befanden sich neben den gekeimten Pollenkörnern auch ungekeimte. Diese Erscheinung der Keimung des Pollens schon in den Antheren ist vor allem bei kleistogamen Blüten beobachtet worden, so bei Oxalis acetosella, Impatiens nolitangere, Specularia perfoliata und verschiedenen Viola-Arten von Mohl (29). Daß ein Ausstrahlen der Pollenschläuche nach allen Richtungen des Raums erfolgt, zeigte Rößler (30) für Juncus bufonius und Oxalis acetosella. Nach Goebel (18, S. 737) tritt diese Erscheinung auch bei einigen chasmogamen Blüten auf, Baillon (31) zeigte es bei Helianthemum.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Längsschnitte, die mit Hilfe des Mikrotoms durch die Zweigspitze von Trifolium subterraneum geführt wurden, gaben Gelegenheit, die Entstehung des Blütenköpfchens näher zu untersuchen.

Die Entwicklung beginnt ganz normal (Abb. 10). Die Vegetationsspitze ist von zwei Hüllblättern eingeschlossen, der Vegetationskegel

Abb. 10. $\frac{50}{1}$.

Abb. 11. $\frac{50}{1}$.

Abb. 12. $\frac{50}{1}$.

zeigt zwei seitliche Höcker, die die ersten Anlagen der fertilen Blüten darstellen. Der mittlere Gewebshöcker, aus dem sich die sterilen Blüten entwickeln werden, zeigt noch keinerlei Differenzierung. In älteren Stadien treten die Anlagen der fertilen Blüten deutlicher

hervor, die Anlagen der ersten Reihe von sterilen Blüten treten als zwei schwache Hervorwölbungen auf, ihre Entwicklung beginnt also wie die der fertilen Blüten.

Während sich die Teile der fertilen Blüten weiter differenzieren, bleiben die Anlagen der sterilen Blüten noch im Anfangsstadium stehen (Abb. 11). Dann streckt sich der Vegetationskegel in die

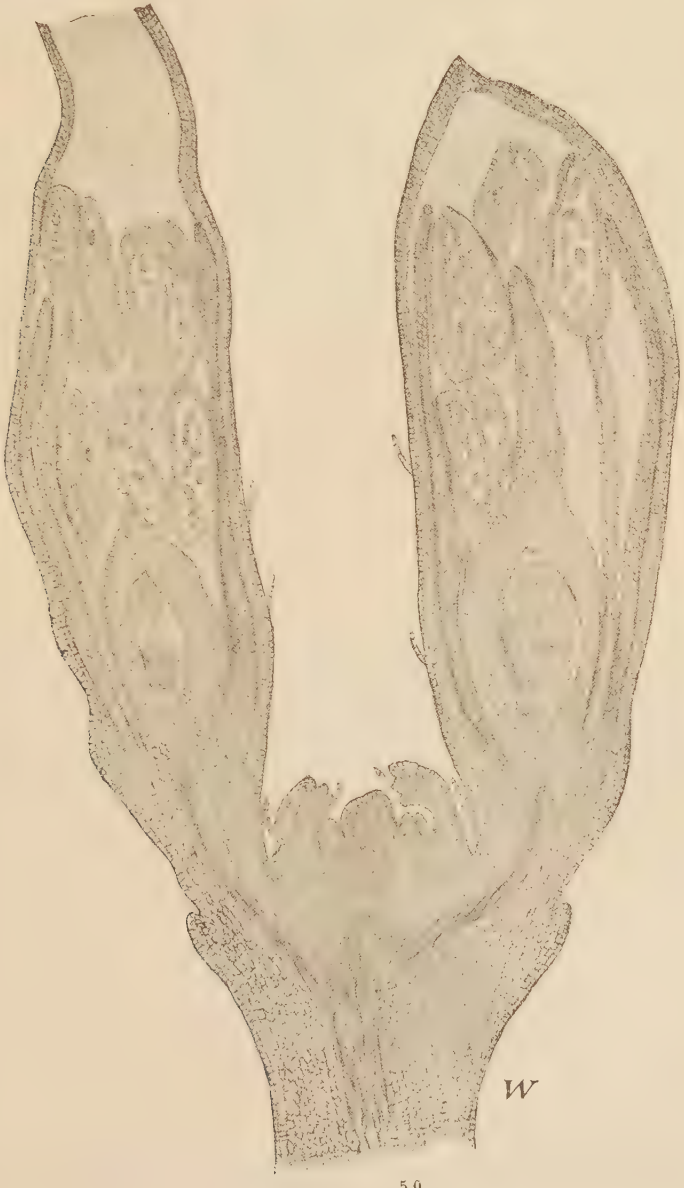


Abb. 13. $\frac{50}{1}$.

Länge und läßt die Anlagen der sterilen Blüten deutlicher hervortreten (Abb. 12).

Die fertilen Blüten eilen weiter in der Entwicklung voraus, und der erste Kranz steriler Blüten tritt erst dann deutlich hervor, wenn in den fertilen bereits die Pollenmutterzellen ausgebildet werden. Die Anlagen der sterilen Blüten sind schwach nach innen gebogen und tragen oben mehrere Höcker, die sich weit später zu den Kelchzähnen entwickeln. Seitlich am Vegetationskegel zeigen sich schon die Anlagen der zweiten Reihe der sterilen Kelche.

Die Entwicklung der sterilen Blüten geht sehr langsam vor sich. Abb. 13 zeigt, daß die fertilen Blüten bereits freie Pollenkörner in den Pollenfächern haben, während die sterilen noch annähernd auf demselben Stadium stehen geblieben sind. Auf den inneren Teilen des Blütenköpfchens beginnen sich jetzt verhältnismäßig große einreihige, mehrzellige Drüsenhaare zu bilden, die oben keulig verdickt sind. Sie treten hier erst vereinzelt auf, hier und da auch an den Kelchen der fertilen Blüten.

Von nun an beginnt sich die Entwicklung der inneren Blütenteile zu beschleunigen, und während die fertilen Blüten auseinanderspreizen, haben sich die sterilen vergrößert und biegen sich stark nach der Mitte zusammen (Abb. 14). Die an der Spitze befindlichen Höcker bilden

Abb. 14. $\frac{50}{1}$.

sich mehr zu der Krallenform aus, in jedem dieser Zipfel verläuft ein Gefäßbündelstrang genau wie bei den Kelchzipfeln der fertilen Blüten.

Die Verhältnisse bei dem Köpfchen, das bis zur Erdoberfläche gelangt ist, zeigt Abb. 15. Die fertilen Blüten sind bis nahe an den

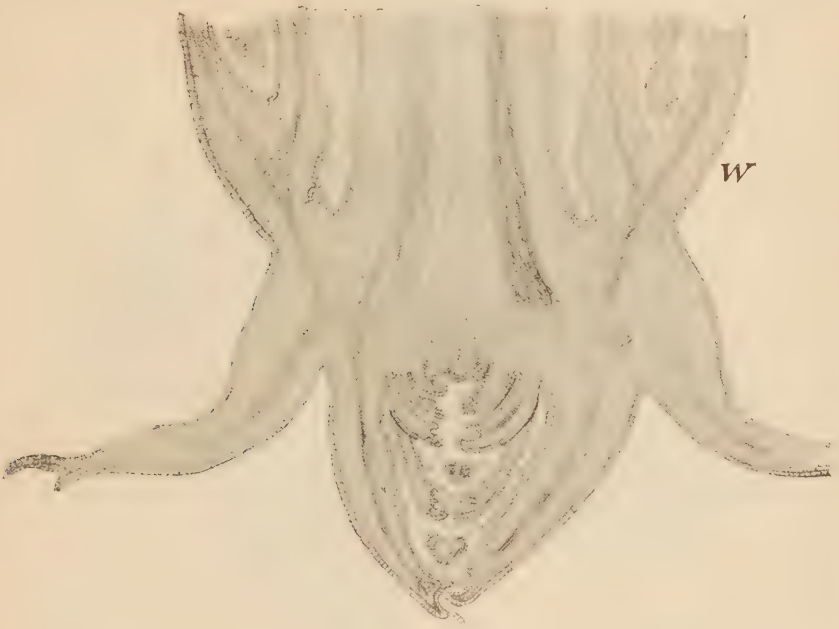


Abb. 15. $\frac{3\,5}{1}$.

Infloreszenzstiel zurückgeklappt, die erste Reihe der sterilen Blüten ist im Begriff zurückzuklappen. Dieses erfolgt durch einseitiges Wachstum auf der Seite, die der Spitze zugekehrt ist. Das einseitige Wachstum erfolgt so stark, daß auf der Gegenseite oft Faltungen erkennbar sind. Es bilden sich verschiedene neue Reihen steriler Kelche, von diesem Stadium an beschleunigt sich die erst sehr langsame Entwicklung der sterilen Blüten bedeutend. Sie wachsen auch stark in die Länge, so daß sie den Vegetationskegel weit überholen, und schließen in der Mitte zu einem festen Kegel zusammen. Die hier teils längs, teils quer getroffenen sterilen Blüten sind dicht mit Drüsenhaaren besetzt, vor allem sind sie nach der Spitze zu gehäuft. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie, wie oben erwähnt wurde, die eindringende Spitze feucht und schleimig erhalten. Die Wachstumszone ist hier, wie schon auf Schnitten durch jüngere Stadien, deutlich zu erkennen. Ihre Lage dicht hinter der Ansatzstelle der fertilen Blüten und eingehüllt von diesen ist eine sehr günstige.

Die sterilen Blüten schließen fest zusammen zu einem Kegel, den engen Zusammenschluß zeigt auch ein Querschnitt durch diesen, nahe seiner Spitze (Abb. 16). Entsprechend dem Gesetz der Raumausnutzung

schließen die einzelnen deutlich zu unterscheidenden Kreise dicht aneinander. Die Spitze des Kegels ist nahezu ausgefüllt, den ver-

Abb. 16. $\frac{50}{1}$.

bleibenden Mittelraum nehmen die zahlreichen Drüsenhaare und wahrscheinlich deren Ausscheidungen ein. Die fertilen Blüten, die schon zurückgeklappt sind und daher nicht getroffen wurden, füllten vorher die vier äußeren Zwischenräume. Auf den Querschnitten der Stiele der sterilen Blüten erkennt man die Festigung durch eine hochzellige Epidermis und die meist in Dreizahl vorhandenen großen kreisförmigen Gefäßbündel, an die starke Bastfasern grenzen. Die Stiele sind elliptisch oder abgerundet dreikantig. Dasselbe Bild erhält man, wie oben erwähnt wurde, wenn man den kurzen Stiel der fertilen Blüte quer schneidet. Dieser Umstand gibt einen Beweis dafür, daß man es hier mit homologen Organen zu tun hat.

Der Infloreszenzstiel ist, seiner Aufgabe entsprechend, mechanisch stark gefestigt. Ein Querschnitt über der Wachstumszone (Abb. 17) zeigt folgende Verhältnisse. Die Epidermis besitzt hohe schmale Zellen, darunter liegen 4—6 Schichten parenchymatischer Rindenzellen von kleinem Lumen. Dann folgen die sechs sehr großen Gefäßbündel, die im Querschnitt elliptisch sind oder nach innen zu eine Zuspitzung aufweisen. Der Holzteil ist dadurch sehr breit und sichelförmig. Über jedes Gefäßbündel lagert sich ein großer sichelförmiger

Teil von Bastfasern, die stark verholzen. Holzteile und Bastsicheln stoßen mit ihren Spitzen zusammen. Die einzelnen Gefäßbündel sind

Abb. 17. $\frac{50}{1}$.

nur durch wenige Zellreihen getrennt, oft nur 2—4. Diese Zwischenzellen sind im Querschnitt kreisrund, haben ein großes Lumen und verholzte Wände. Es sind immer zwei Lagen verholzter Zellen zwischen den Gefäßbündeln vorhanden. Die untere Reihe schließt sich an die Holzteile an, die obere an die Bastsicheln. So ist ein geschlossener Zylinder verholzter Elemente vorhanden. Auf diese Weise ist der Infloreszenzstiel gut dazu geeignet, das Köpfchen in die Erde zu pressen. Die großlumigen, im Querschnitt kreisrunden Markzellen enthalten ebenso wie vereinzelte Rindenzellen dichte Massen von Stärkekörnern, die bei dem Köpfchen mit reifen Samen nachher verschwunden sind.

4. Okenia hypogaea.

Bau und Biologie der Pflanze.

Okenia hypogaea Schl. et Ch., zu den Nyctagineen gehörend, kommt im südlichen Mexiko vor, wo sie auf Sanddünen größere Flächen bedeckt. Karsten (12) gibt von der Pflanze eine eingehende Beschreibung. Der Stamm ist niederliegend, die gegenständigen, ovalen, ganzrandigen Blätter sind ungleich groß. Die Pflanze ist in allen ihren Teilen dicht mit Drüsenhaaren bedeckt. Die in den Blattwinkeln des runden Stengels entspringenden großen Blüten haben

eine trichterförmige, oben radförmige Blütenhülle. Unterhalb der engen Röhre sitzt das den Nyctagineen eigentümliche Involucrum, das aus drei kleinen dreieckigen Blättern besteht, die fast ungestielt angeheftet sind und bald nach dem Verblühen abfallen. Dann schnürt sich der obere Teil der Blüte ab, der Blütenstiel biegt sich erdwärts und versenkt die zugespitzte Fruchtanlage in die Erde, wo die Samen in verhältnismäßig großer Tiefe zur Entwicklung und Reife gebracht werden.

Über die Biologie der Pflanze gibt Karsten auch eingehende Mitteilungen, wozu mir das zur Verfügung gestellte Alkoholmaterial noch Ergänzungen gab. Die Knospen werden in den Blattwinkeln einzeln gebildet, die Blütenhülle ist in diesem Zustande eingeschlagen. Nach einer Streckung des Blütenstiels entfaltet sich die Blüte, die kronenlos ist. Die trichterförmige Kelchröhre, die auf der Außenseite dicht mit Drüsenhaaren besetzt ist, ist oben radförmig und im lebenden Zustande lebhaft gefärbt, nach Heimerl in Engler-Prantl (32, S. 24) violett, nach persönlicher Mitteilung von Herrn Professor Dr. Karsten auf Grund seiner Reisenotizen eher rot zu nennen. Unterhalb der trichterförmigen Röhre zeigt sich eine deutliche Einschnürung, die von den oberen Teilen der Hochblätter bedeckt ist. Die Zahl der im Grunde der Röhre inserierten Staubgefäße beträgt 12—18, die Antheren sind nahezu kugelig und enthalten verhältnismäßig wenige, aber sehr große kugelige Pollenkörner, die einen Durchmesser von 80—90 μ und eine dicke Exine haben, die mit ungefähr 25 Poren versehen ist. Im Grunde sind die Filamente zu einem fleischigen Gewebering verwachsen, der am oberen Rande unregelmäßige Auszackungen zeigt. Das Gynäceum enthält eine einzelne, aufrechte, kampylotrope Samenanlage. Die auf langem Griffel sitzende Narbe ist ausgebreitet schildförmig und zeigt nur geringe Papillenbildung, bei der offenen Blüte steht sie in einer Höhe mit den Antheren. Nach dem Verblühen trennt sich der obere Teil der Blütenröhre von dem basalen an der Stelle der Einschnürung, gleichzeitig biegt sich der Blütenstiel erdwärts, anfangs noch die Reste des oberen Blütenteils als schlaffes Gebilde an der Spitze tragend. Nach dem Abfallen zeigt der Fruchtstiel, der sich stark verlängert und in die Dicke wächst, eine scharfe Spitze, die durch das den Nyctagineen eigentümliche Anthokarp mit eingeschlossener Fruchtanlage gebildet wird. Die nachfolgenden anatomischen Untersuchungen geben genaueren Aufschluß über den inneren Bau. Der mechanisch stark gefestigte Fruchtstiel bildet sich durch sein Dickenwachstum zu einem straffen Organ aus, das gut dazu geeignet ist, das Anthokarp in den Dünensand zu schieben. Die Wachstumszone liegt, wie Längsschnitte durch den Fruchtstiel und das Anthokarp zeigen, unmittelbar hinter der Fruchtanlage, hat also

die günstigste Lage (Abb. 24). Auf diese Weise wird das Anthokarp schräg in den Boden geschoben, bis es eine erhebliche Tiefe erreicht, nach Karsten bis mehr als $^1/_3$ m. Die Fruchtstiele stehen dann abgespreizt von der Pflanze, so daß die Zweige wie auf Stelzen stehend aussehen, wie die Photographie bei Karsten zeigt. Bei der Ausbildung des Anthokarps ist die Frucht in ihrer Ausbildung noch weit zurück. Die Zwischenstadien bis zur reifen Frucht, die sich in der Erde entwickeln, sind nicht bekannt. Die reife Frucht ist nach Heimerl (32, S. 24) und Baillon (33) länglich, etwas gekrümmt, auf der Außenseite leicht gerippt, zehnstreifig und querrunzelig, die Fruchtschale ist nach Karsten hart und verholzt, die Samenschale häutig und sehr dünn.

Trotz der lebhaften Blütenfärbung und des an Insekten reichen Standorts und trotz der normalen Entwicklung der großen Pollenkörner nimmt Heimerl (32) Selbstbestäubung an. Karsten konnte auf der Narbe keinen Pollen entdecken, auf den Schnitten durch die verschiedenen Stadien der Blüten habe ich auch nie Pollenkörner auf der Narbe liegend gesehen. Nach der oben dargestellten Lage der inneren Blütenteile ist Selbstbestäubung schon möglich. Neben den normalen, sich öffnenden Blüten entdeckte Karsten auch geschlossen bleibende, sie glichen in ihrem Aussehen Knospen und schnürten sich bereits ab, als sie kaum den vierten Teil der normalen Blütengröße erreicht hatten. Die Stiele dieser Blüten blieben gerade in die Luft gestreckt. Karsten vermutet, daß es sich um kleistogame Blüten handelt, und damit scheint meine Beobachtung übereinzustimmen, daß ich bei der Herstellung von Mikrotomschnitten durch die Zweigspitze auf geschlossene Blüten traf, die Knospengröße hatten und deren innere Blütenteile schon vollständig entwickelt waren. Die fertilen Pollenkörner waren aber bedeutend kleiner als die der offenen Blüten, sie hatten nur einen Durchmesser von 30—33 μ gegenüber 80—90 μ der andern. Genauere Feststellungen ließen sich nicht machen. Karsten weist darauf hin, daß Kleistogamie auch sonst bei einigen Nyctagineen beobachtet worden ist.

An den jungen Zweigspitzen erscheinen Blüten und Fruchtstiele in großer Zahl; bei der anfänglich geringen Entfernung der Knoten stehen sie zunächst dicht beieinander. Bei der Verlängerung des Fruchtstiels wachsen auch die Internodien in die Länge, die an den jüngeren Zweigen schon 8—10 cm lang sind und an den älteren noch länger. Die Fruchtstiele wachsen auch schräg nach außen. So ist dafür Sorge getragen, daß die Früchte in größerer Entfernung voneinander zu liegen kommen, und mit Hilfe der langen, ausläuferartigen Zweige findet eine langsame Verbreitung der Pflanze statt, ähnlich wie bei Trifolium subterraneum. Die Samen werden tief genug in

den Boden versenkt und sind so sicher vor Samen suchenden Tieren, auch finden sie günstige Keimungsbedingungen. Die anscheinend oberirdisch zur Entwicklung kommenden Samen der geschlossenen Blüten können unter Umständen für eine weitere Verbreitung sorgen.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Eine eingehende Darstelluug der anatomischen Verhältnisse bei dem Eindringungsorgan von Okenia hypogaea gibt Karsten; meine Aufgabe war es nun, die Verhältnisse bei den mehr zurückliegenden Stadien festzustellen und noch einige ergänzende histologische Untersuchungen zu machen. Dazu wurden Längsschnitte durch die Zweigspitze und Schnitte durch Knospen, Blüten und Fruchtspitzen verschiedenen Alters ausgeführt.

Abb. 18. $\frac{50}{1}$.

Die Entwicklung der Blüte beginnt ganz normal. Die junge, noch völlig eingeschlossene Blütenanlage (Abb. 18) ist noch unbehaart. Die Vegetationsspitze, an der sich die inneren Blütenanlagen als Höcker abheben, ist umgeben von der noch unentwickelten Blütenhülle. Die ersten Anlagen der Hochblätter treten als schmale Hervorstülpungen auf.

Nach der Befreiung von den Hüllen wachsen aus den Epidermiszellen die charakteristischen einreihigen, mehrzelligen Drüsenhaare mit kugelförmiger oder elliptischer Kopfzelle hervor. Besonders gehäuft erscheinen sie in der Mitte, wo sich die Blütenhülle jetzt zusammenschließt. Eine längere Strecke bleibt frei von Drüsenhaaren, sie erstreckt sich von ungefähr der zehnten Zellschicht unter, bis zur zehnten Zellschicht über der Ansatzstelle der Hochblätter, die sich hier schon deutlicher ausgebildet zeigen. Der obere drüsenlose Teil wird von ihnen bedeckt.

Abb. 19. $\frac{50}{1}$.

Diese Zone bleibt auch in späteren Stadien frei von Drüsenhaaren (Abb. 19). Die Blütenhülle ist dicht geschlossen und hat annähernd Kugelform. Sie hat unten nur vier Zellschichten im Durchmesser und verbreitert

sich nach oben zu. Zwischen der Blütenhülle und den Staubblattanlagen befindet sich ein größerer Spielraum. Die Hochblätter beginnen ihren kurzen dünnen Stiel auszubilden, mit dem sie schmal am Blütenstiel befestigt sind.

Während die Blüte an Größe zunimmt und die inneren Blütenteile soweit entwickelt werden, daß die Pollenmutterzellen angelegt werden,

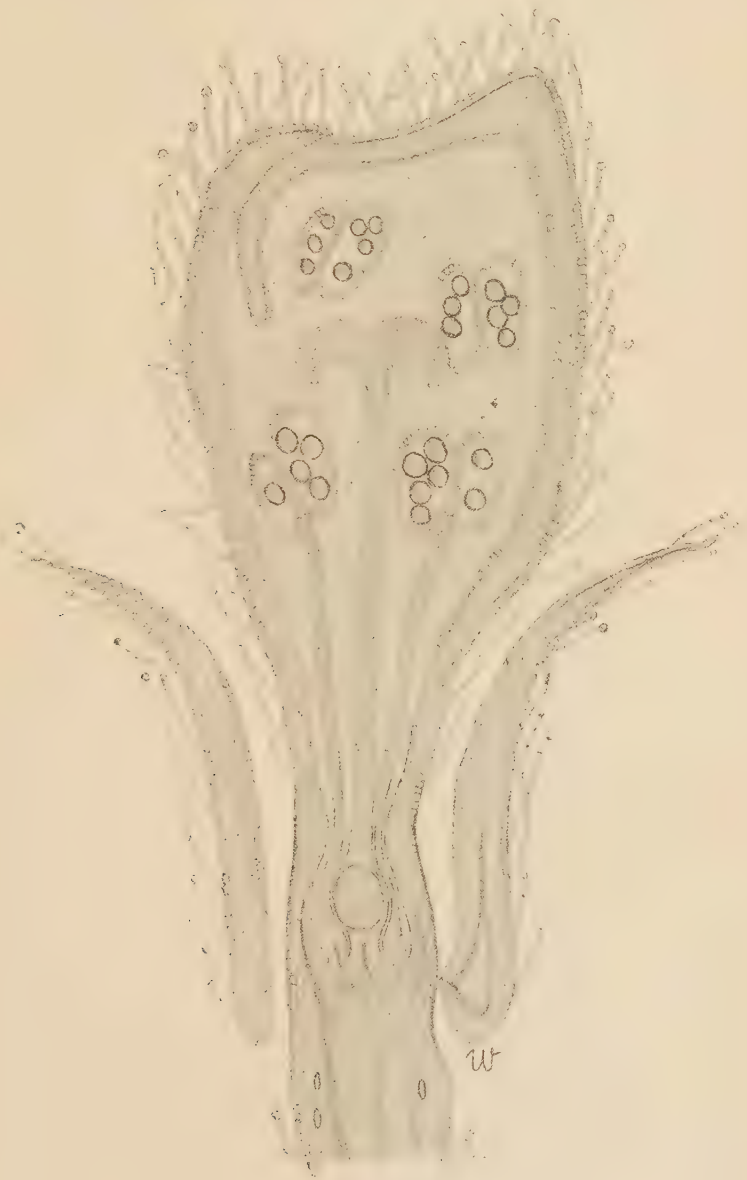


Abb. 20. $\frac{35}{1}$.

vergrößern sich auch die Hochblätter, so daß außer dem oberen Teil der kahlen Stelle durch die unteren Zipfel auch der untere teilweise verdeckt wird. Nicht weit unter dem oberen Rand der kahlen Stelle beginnt jetzt eine deutliche Einschnürung. In dem eingebogenen Teile

Abb. 21. $\frac{50}{1}$.

sieht man lebhafte Einschiebung von tangentialen und radialen Wänden, so daß sich ein kleinzelligeres Gewebe mit unregelmäßiger Zellanordnung bildet, das sich von dem darüber liegenden Gewebe mit reihenförmiger Anordnung deutlich abhebt. Die Einengung ist noch gering, so daß Griffel und Filamente noch genügend freien Raum zwischen sich lassen. Quer verlaufende Zellteilungen im Blütenstiel dicht hinter der Blüte lassen die Lage der Wachstumszone erkennen.

In dem Stadium, in dem die Ausbildung der Pollenkörner schon nahezu vollendet ist, sieht man weitere Umgestaltungen (Abb. 20). Die Blütenhülle hat die röhrige Form angenommen, die Ränder sind oben eingeschlagen. Filamente und Griffel sind bedeutend in die Länge gewachsen, die zwischen den Antheren stehende Narbe hat sich schildförmig ausgebreitet. Am Grunde der Filamente hat sich die oben erwähnte fleischige Gewebsverdickung gebildet. Die taillenförmige Einschnürung der Blütenröhre ist deutlich zu erkennen, nach innen zu findet an dieser Stelle eine Hervorwölbung des Gewebes statt, so daß sich im ganzen ein ringförmiger Wulst bildet, der beginnt den Innenraum zu verengen und die Filamente an den Griffel zu pressen. Die Zellen haben sich wieder reihenförmig parallel zur Oberfläche angeordnet, die Zellen dieses Gewebes sind aber deutlich kleiner als die weiter oben liegenden. Die Epidermiszellen dieses Teils sind verhältnismäßig hoch und sehr regelmäßig gebaut. Sie sind bedeckt von einer ziemlich starken Kutikula, die die ganze kahle Stelle überzieht.

Wenn die Blüte sich geöffnet hat und die Entleerung der Pollenkörner erfolgt, geht eine weitere Differenzierung vor sich (Abb. 21). Die wulstige Zone an der Blütenröhre an der Stelle der Einschnürung hat sich nach oben und unten noch vergrößert, und die Hervorwölbung nach dem Innern der Röhre zu geht so weit, daß die Filamente fest an den Griffel gepreßt werden, und an der stärksten Druckstelle, nicht weit über dem Fruchtknoten, erfahren sie auf diese Weise eine Verringerung ihres Durchmessers. Allmählich legen sich auch die höheren Teile der Blütenröhre dicht an die Filamente heran. An dem kahlen Teil der Blütenröhre haben sich die Epidermiszellen verstärkt, und die Kutikula ist stark geworden. Nun beginnt eine eigenartige Umbildung der oberen Portion des kleinzelligen Gewebes. Es setzen neue Zellteilungen ein, indem Wände radial eingefügt werden, die schräg orientiert sind, sie verlaufen von außen unten nach innen oben (Abb. 22). Dieser Gewebeteil erreicht zunächst eine Dicke von 12—15 Zellagen. So bildet sich ein in Schnitten deutlich sichtbarer Kegel heraus, dessen Spitze dadurch geschlossen wird, daß sich die Blütenröhre dicht an die Filamente anlegt. Die schräg angeordneten Zellen sind radial ziemlich stark gestreckt.

Nach dem Ausstreuen der Pollenkörner wird die Blütenhülle schlaff, und der Fruchtstiel biegt sich bereits erdwärts, die Hochblätter fallen bald ab und verschließen die kleinen Narben durch Wundgewebe. Die Außenseiten der Blütenröhre schließen sich auf eine

Abb. 22. $\frac{150}{1}$.

Abb. 23. $\frac{75}{1}$.

längere Strecke dicht zusammen, und es beginnt jetzt die Ausbildung des für die Nyctagineen eigentümlichen Anthokarps. Ein Medianschnitt durch die Fruchtregion zeigt einige neue Veränderungen. Die Schrägorientierung der Zellen hat sich nach oben und unten weiter fortgesetzt, so daß sie schon in der Höhe der Samenanlagen beginnt und sich nach oben in die mit Drüsenhaaren besetzte Zone fortsetzt. Der zuerst angelegte, 12—15 Zellagen umfassende Teil hebt sich deutlich dadurch ab, daß die Zellwände anfangen zu verquellen, sie speichern infolgedessen Farbstoffe, wie Kongorot, Anilinblau, Hämatoxylin Delafield, viel stärker. Auf gefärbten Schnitten ist diese Zone daher sehr deutlich zu erkennen. Die beiden Gegenseiten wachsen gegeneinander, zum Teil mit solchem Druck, daß sich die Zellen an der Druckstelle verdicken oder sich vielfach hakenförmig umkrümmen (Abb. 23). Der Griffel und die Filamente vergehen, in dem inneren Hohlraum sind die Reste noch erkennbar, der untere Teil des Griffels bleibt weiterhin erhalten. Dort, wo die beiden Gegenseiten der Blütenröhre zusammenstoßen, ist nur noch wenig von den Resten zu erkennen. In der Wandung des Anthokarps und im Fruchtstiel erkennt man die für die ganze Pflanze charakteristischen großen Zellen mit den hier längs getroffenen Raphidenbündeln.

Abb. 24. $\frac{50}{1}$.

Die Verquellung des oben bezeichneten Teils schreitet nun weiter fort, so daß der obere Teil der Blütenröhre abgeworfen wird. Nun bildet das Anthokarp eine scharfe Spitze, wie Karsten eingehend beschreibt und abbildet. Der Fruchtstiel mit dem als Spitze daran sitzenden Anthokarp bildet ein sehr geeignetes Organ zum Eindringen in die Erde. Die Spitze ist umgeben von einem Kegel stark verschleimender Zellen, die sich bei der Reibung mit den Erdteilchen außen ablösen und in den kegelförmig zusammenlaufenden Zellreihen darunter stets neu nachgebildet werden (Abb. 24). So findet ein dauernder Ersatz der abgestoßenen Zellen statt. Die Wände der

äußersten Schichten verquellen so stark, daß die Lumina der Zellen kaum noch erkennbar sind. Die nicht verquellenden inneren Zellen, die schräg orientiert sind, schließen sich durch Ineinanderpressen dicht zusammen, wie ein Querschnitt nicht weit über der Spitze des Anthokarps zeigt (Abb. 25). Die verquollenen Zellen mit kleinem Lumen lassen noch die konzentrische Anordnung erkennen, sie sind gegen die noch nicht verquollenen Zellen deutlich abgegrenzt. Wie dicht der Zusammenschluß nach der Mitte zu ist, erkennt man daraus, daß die hakige Umbiegung der gegeneinander stoßenden Zellen ziemlich häufig zu beobachten ist. Der hinter dem verquellenden Kegel des Anthokarps liegende Teil zeigt wieder die geradlinige, reihenförmige Zellanordnung parallel zu der Außenwand des Anthokarps. Die hohen starkwandigen Epidermiszellen sind von einer sehr dicken Kutikula überzogen, die der Oberfläche des eindringenden Organs eine harte glatte Beschaffenheit verleiht. Erst in einer größeren Entfernung von der Spitze beginnt der mit Drüsenhaaren besetzte Teil des Fruchtstiels. Günstig für das Eindringen in den Boden ist auch der Umstand, daß das Anthokarp ohne Absatz in den Fruchtstiel übergeht, so daß eine einheitliche gleichstarke Spitze erzeugt wird. Die Wachstumszone beginnt dicht hinter dem Anthokarp und reicht bis zur 15.—20. Zellschicht. Sie ist auf Längsschnitten sehr deutlich zu erkennen, da eine lebhafte Einschiebung von Querwänden erfolgt. In der Mitte des Anthokarps liegt die eigentliche Frucht in einem Hohlraum, der dadurch entstanden ist, daß die Filamente mit ihrer Ringwulst und der Griffelrest zum größten Teil resorbiert wurden.

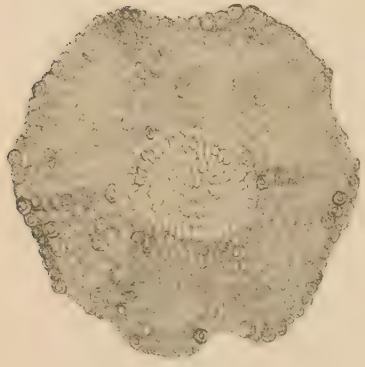


Abb. 25. $\frac{75}{1}$.

Bei den geschilderten Eigentümlichkeiten liegt bei Okenia ein Organ vor, das, wie Karsten zeigte, in Bau und Funktion einer Wurzelspitze gleicht. Die Kegelform, die Abstoßung verschleimender Zellen, die dahinter liegende glatte Oberfläche, die reihenförmige lückenlose Anordnung der inneren Zellen, die Lage der Wachstumszone gleicht den Verhältnissen bei Wurzelspitzen. Goebel (34, S. 14) zeigte, daß ähnliche Anpassungen auch bei Ausläufern vorkommen. Bei Tulipa praecox sondern die spitz zulaufenden Ausläufer, die im Boden vorwärts dringen, an der Spitze Schleim ab, und die Wachstumszone ist auf eine kurze Strecke hinter der Spitze beschränkt. So bietet Okenia einen neuen Beweis dafür, daß ver-

schiedenartige Organe durch gleiche Funktion einen gleichen Bau erhalten können.

Der Fruchtstiel von Okenia zeigt auch einen zweckentsprechenden Bau, er ist durch mechanische Elemente genügend gefestigt. Er gleicht in seinem Aufbau dem Stengel, nur weist letzterer stärkere Verholzung auf. Auf einem Längsschnitt (Abb. 24) trifft man meistens mehrere, meist drei Gefäßbündelstränge, die ziemlich breit sind und starke Bastfasern enthalten. Dicht unter der Frucht breiten sich die Gefäßbündelstränge seitlich nach allen Richtungen aus und bilden so eine dem Anthokarp aufsitzende mechanisch gefestigte Platte. Auf Längsschnitten erkennt man auch die Zusammensetzung des Fruchtstiels aus regelmäßig in parallelen Reihen angeordneten, radial gestreckten Zellen. Ein Querschnitt durch den Fruchtstiel (Abb. 26)

Abb. 26. $\frac{50}{1}$.

zeigt folgende Verhältnisse. Die hohen starkwandigen Epidermiszellen sind von einer dicken Kutikula überzogen. Die obersten 2—3 Zellschichten der Rinde sind noch deutlich konzentrisch angeordnet, elliptisch mit radial stehender Längsachse. Die darunter liegenden

Rindenzellen sind mehr oder weniger deutlich konzentrisch angeordnet und, ebenso wie die Markzellen, im Querschnitt kreisrund. Im Rindengewebe liegen vereinzelt große Raphidenzellen, die Raphiden sind hier quer getroffen. Eigenartig, wie bei den Nyctagineen überhaupt, ist die Anordnung der Gefäßbündel, vgl. Solereder (35, S. 728 und Ergänzungsband S. 408). Die im Querschnitt sichtbaren drei mittleren Gefäßbündel sind die primären; das zwischen ihnen liegende Markgewebe nimmt einen sehr kleinen Raum ein. Diese primären Gefäßbündel sind sehr groß, im Querschnitt kreisförmig und weisen starke Baststränge auf. In der außerhalb dieser Gefäßbündel liegenden Rinde liegen die sekundären Gefäßbündel. Sie sind in dem inneren markartigen Teil unregelmäßig verstreut, dann liegen sie vor allem in einem rings geschlossenen Ring von Bastzellen, die in 4—6 Lagen übereinander angeordnet sind und dem Fruchtstiel eine bedeutende Festigkeit geben. Durch diese Häufung mechanischer Elemente ist der Fruchtstiel ein geeignetes Organ zum Einstoßen des Anthokarps in die Erde.

Die eigenartige Ausbildung des Anthokarps von Okenia erinnert an ähnliche Eigentümlichkeiten, wie sie bei anderen Gliedern der Familie der Nyctagineen vorkommen. Die Einschnürung der Blütenhülle ist nach Heimerl (32) in geringerem Maße schon zu finden bei Pisonia und Neea (vgl. Heimerls Abbildung der männlichen Blüte von Neea constricta). Der unter der Einschnürung liegende Teil bildet sich zum Anthokarp aus und der obere bleibt in Form von trockenen Zähnchen daran sitzen. Bei den Mirabileae, zu denen auch Okenia gehört, findet durchweg eine scharfe Einschnürung der Blütenhülle statt, so daß gerade Raum für den Durchtritt der Filamente und des Griffels bleibt (vgl. Heimerls Abbildungen von Mirabilis viscosa und M. Jalapa). Nach dem Verwelken des oberen Teils schließt sich der untere meist ab, am dichtesten dann bei Okenia. Daß gewisse Teile der Anthokarpwandung verquellen, ist schon bei Boerhavia zu finden. Die äußersten Schichten zerfließen nach Heimerl mit Wasser zu einem Schleim. Hier ist es aber eine unter der Epidermis liegende einfache Schicht palisadenartiger verschleimter Zellen, die die Erscheinung hervorruft. Bei Boerhavia dient nach Heimerl die Einrichtung dazu, dem Keimling das Durchbrechen zu erleichtern und um einen kleinen Wasservorrat festzuhalten. Diese erwähnten Eigentümlichkeiten sind nun bei Okenia zusammengetreten, weiter ausgebildet und in den Dienst der einen Funktion, des Eindringens in die Erde, gestellt.

III. Zusammenfassende biologische Betrachtungen.

1. Resultate der vergleichenden Untersuchungen.

Die im System mehr oder weniger weit voneinander entfernten geokarpen Pflanzen haben bei gleichen biologischen Verhältnissen ähnliche Einrichtungen ausgebildet, um die Versenkung der Früchte in die Erde zu gewährleisten.

Die untersuchten geokarpen Pflanzen weisen einen mehr oder weniger kriechenden Wuchs auf, am deutlichsten tritt das hervor bei Kerstingiella geocarpa, deren Sproß sich umlegt (ähnlich ist es bei Voandzeia subterranea). Trifolium subterraneum und Okenia hypogaea haben lange Seitenzweige, die auf dem Boden nach Art von Ausläufern hinkriechen. Arachis hypogaea hat zwar einen aufrechten Hauptstengel, aber die Seitenzweige richten sich erst in die Höhe, nachdem sie ein Stück auf dem Boden hingewachsen sind. Dieser kriechende Wuchs ermöglicht es den Pflanzen, die Blüten unweit des Bodens zu erzeugen und die Früchte leicht in den Boden zu versenken.

Die Blüten sitzen an den liegenden Zweigen, nur bei Arachis kommen sie auch in größerer Höhe vor, die tief angelegten überwiegen jedoch. Die Blüten sind verhältnismäßig groß und leuchtend, nur die kleinen Köpfchen von Trifolium subterraneum sind unscheinbar. Trotzdem sind sie nicht auf Insektenbestäubung angewiesen, vielmehr scheint Selbstbestäubung vorzuliegen. Bei Trifolium subterraneum findet ein Auswachsen der Pollenschläuche in den Antheren und Selbstbestäubung statt. Bei Arachis und Okenia treten neben den normalen Blüten auch kleistogame auf. Bei Arachis entstehen sie unterirdisch und erzeugen normale Früchte, bei Okenia bilden sie anscheinend oberirdische Früchte.

Die Organe, die das Eindringen in den Boden besorgen, zeigen ähnliche Einrichtungen. Bei Arachis und Kerstingiella kommt es zur Ausbildung eines Gynophors, d. i. einer bedeutenden Streckung der Zone des Fruchtknotens zwischen dem Fruchtstiel und den Samenanlagen. Auf diese Weise entsteht ein bei Arachis bis 15 cm, bei Kerstingiella bis 5 cm langes stengelartiges Eindringungsorgan, das den Fruchtknoten als Spitze trägt. Bei Okenia besorgt der sehr in die Länge wachsende Fruchtstiel, der als Spitze die von einem Anthokarp geschützte Frucht trägt, das Durchstoßen des Erdbodens. Von allen abweichend wird bei Trifolium subterraneum das Köpfchen durch den Infloreszenzstiel, an den die Blüten zurückgeklappt sind, in den Boden gedrückt, die Spitze wird gebildet von den am Ende des Infloreszenzstiels stehenden kegelförmig zusammengeneigten sterilen Mittelblüten. Bei Voandzeia subterranea, das ich hier anfügen möchte, besorgt auch der mit zwei Blüten versehene Infloreszenzstiel, der

vorn ein Eindringungspolster trägt, das Versenken der Früchte in die Erde.

Die eindringende Spitze zeigt bei Arachis, Kerstingiella und Okenia im äußeren und inneren Bau Ähnlichkeiten mit Wurzelspitzen. Bei Arachis ist der Eindringungskegel sehr scharf zugespitzt und glänzend glatt. Die Epidermiszellen sind hoch und dickwandig, die Kutikula ist sehr dick. Die inneren Zellen sind reihenförmig und lückenlos angeordnet. Kerstingiella zeigt eine mehr keilförmige, seitlich zusammengepreßte Spitze, lückenlose reihenförmige Anordnung der inneren Zellen. Hohe dickwandige Epidermiszellen und anscheinend auch schleimiger Überzug von den Aussonderungen kolleterenartiger Drüsenhaare erleichtern das Eindringen. Bei Arachis und Kerstingiella erinnert auch die Gliederung der Gewebeschichten der Spitze in drei Zonen an die Verhältnisse bei Wurzelspitzen. Okenia weist eine scharfe Spitze auf, die durch das Abstoßen der obersten verquellenden Zellschichten zum Durchdringen der Bodenschichten gut geeignet ist. Der Teil über der verquellenden Schicht zeigt hohe starkwandige Epidermiszellen, starke Kutikula und geschlossene reihenförmige Anordnung der inneren Zellen. Der durch das scharfe Zusammenneigen der mittleren sterilen Blüten von Trifolium subterraneum gebildete Kegel ist ein genügend straffes Gebilde zum Eindringen in den Boden, die Aussonderungen der zahlreichen Drüsenhaare, vor allem an der Spitze, tragen wahrscheinlich noch zur Verminderung der Reibung mit den Erdpartikelchen bei.

Die Fruchtanlage bleibt so lange ein kleines unscheinbares Gebilde, bis die erforderliche Tiefenlage erreicht ist, erst dann erfolgt ihr Umbiegen bei Arachis und Kerstingiella und ihr Dickenwachstum. Auch bei Trifolium subterraneum erfolgt die Verdickung der Samenanlagen und des ganzen Köpfchens erst nach völligem Versenken in den Boden. Nach dem Erreichen der normalen Tiefenlage geht die Entwicklung der Frucht schnell vor sich mit Hilfe der im Gynophor oder Infloreszenzstiel in großen Massen vorhandenen Stärke.

Die Wachstumszone des in den Boden eindringenden Organs hat dieselbe Lage wie bei Wurzelspitzen, sie liegt bei den untersuchten geokarpen Pflanzen dicht hinter der Fruchtanlage und ist auf diese Zone beschränkt. So liegt der Angriffspunkt der Druckkraft dicht hinter der Spitze, und diese kann den Widerstand der Erdschichten gut überwinden.

Das stengelartig gestreckte eindringende Organ, Gynophor oder Fruchtstiel, ist mechanisch stark gefestigt durch breite Gefäßbündelstränge, die bei allen untersuchten Pflanzen dicke Auflagerungen von meist verholzenden Baststrängen haben. Bei Arachis sind zahlreiche konzentrisch angeordnete Gefäßbündel mit sichelförmigen Bastauf-

lagerungen vorhanden, bei Kerstingiella zahlreiche breite Gefäßbündel in konzentrischer Anordnung, die an der Außenseite einen nur einige Male durchbrochenen, fast geschlossenen Bastring haben. Der Fruchtstiel von Okenia zeigt neben großen primären und zahlreichen sekundären Gefäßbündeln einen völlig geschlossenen Ring von starken Bastzellen. Der Infloreszenzstiel von Trifolium subterraneum zeigt eine größere Anzahl von verhältnismäßig sehr großen Gefäßbündeln, deren breite Bastteile stark verholzt sind. Die verholzten Interfaszikularzellen vervollständigen den Ring der Festigungselemente. Die mechanisch gefestigten Organe bilden ein günstiges Widerlager für die in den Boden dringende Spitze.

Über die Ursache des Umbiegens der Gynophore und Fruchtstiele nach der Erde zu ist erst weniges festgestellt worden. Bei Arachis ist zuerst positiver Geotropismus die richtende Kraft, bei Ausbildung der Frucht tritt Diageotropismus an seine Stelle. Bei Kerstingiella scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Die Umbiegung des Infloreszenzstiels von Trifolium subterraneum scheint eine autonome Bewegung zu sein.

2. Biologische Bedeutung der Geokarpie.

Die Frage nach der biologischen Bedeutung der eigenartigen Erscheinung der Geokarpie ist schon verschiedentlich gestreift worden, und man hat sie verschieden beantwortet. Es dürfte schwer sein, sie allgemein ohne entsprechende Versuche zu beantworten. Den Gedanken, daß die Geokarpie als ein Schutz gegen Tierfraß anzusehen ist, sprechen die meisten Beobachter aus, so schon Linné (zitiert bei Huth [2]), dann Taubert in Engler-Prantl (23), Darwin (7), Roß (26), Stockton-Pettit (8) und Buscalioni und Muscatello (36). Die Berechtigung dieser Anschauung ist nicht von der Hand zu weisen; denn es ist sehr wohl zu denken, daß diese Pflanzen, die größtenteils ein dichtes nährstoffreiches Laub haben, der Gefahr des Gefressenwerdens durch Tiere stark ausgesetzt sind. Besonders wird Trifolium subterraneum gefährdet sein, da es auf Weiden und an Wegrändern vorkommt. Bei Arachis, Kerstingiella und Trifolium hat die Pflanze schon der Reife nahe Früchte, wenn sie noch voll belaubt ist. Selbst wenn der oberirdische Teil zerstört würde, bliebe doch die Art erhalten, da ein Teil der Samen wieder an Ort und Stelle keimen würde. Bei Arachis sind die Verhältnisse am genauesten studiert. Die Fähigkeit einigermaßen weit entwickelter Früchte, sich selbst und die Pflanze durch ihre absorbierenden Haare noch einige Zeit bei abgeschnittenen Wurzeln zu ernähren, ist doch ein Beweis dafür, daß die Früchte auch ohne die belaubten Teile der Pflanze zur Not zur Reife gebracht werden können. Die massenhaft im langen Gynophor vorhandene Stärke kann zur endgültigen Ausbildung der Samen ver-

wertet werden. Für Kerstingiella fehlt es an näheren Beobachtungen. Bei Trifolium subterraneum kann man feststellen, daß ein Teil der unterirdischen Samen bereits der Reife nahe ist, wenn die Seitenzweige noch weiter wachsen und neue Blätter und Blüten bilden. Hier scheint das Versenken der Früchte in die Erde auch die Bedeutung zu haben, daß sie in bezug auf gleichmäßige Feuchtigkeit und Temperatur im Boden günstigere Verhältnisse finden, wie schon Darwin (7, S. 443) vermutete. Bei Okenia wird durch das Abwärtsbiegen der Fruchtstiele dafür Sorge getragen, daß die Samen genügend tief in den trocknen nährstoffarmen Dünensand versenkt werden, um in einiger Tiefe bei größerer Feuchtigkeit bessere Keimungsbedingungen zu finden.

Das Versenken der Früchte in die Erde hat den Nachteil für die Pflanze, daß diese dicht bei der Mutterpflanze keimen. Bei Arachis, die in einem Umkreis von 40 cm im Durchmesser über 30 Früchte erzeugt, ferner bei Kerstingiella, die dicht beieinander 80 Früchte und mehr trägt, ebenso bei Voandzeia, würde das Keimen aller erzeugten Samen zu einem erbitterten Existenzkampf führen; denn es muß in Betracht gezogen werden, daß alle diese Früchte noch mehrsamig sind. Diese drei Pflanzen müssen aber bei unserer Betrachtung ausscheiden, da sie Kulturpflanzen sind und sich so vielleicht in anderer Richtung entwickeln als die uns nicht bekannten Stammpflanzen. Bei Trifolium subterraneum und Okenia liegen die Verhältnisse anders. Beide Pflanzen erzeugen sehr lange ausläuferartige Seitenzweige, und in ungefähr 10 cm Abstand wird jedesmal eine Frucht in die Erde versenkt. So liegen die Samen genügend weit voneinander entfernt, und es findet ein langsames Fortwandern der Pflanze statt. Daß diese Verhältnisse für Trifolium subterraneum nicht ungünstig sind, zeigt sich darin, daß diese eine so weite Verbreitung gefunden hat. Die Pflanze hat nach Roß (26) vielleicht noch den Vorteil, daß die Samen denselben günstigen Standort wie die Mutterpflanze finden.

Wenn man sich ein Bild von der Entstehung der Geokarpie machen will, so kann man mit Richter (9, S. 29) annehmen, daß die Pflanzen durch besondere Umstände von der Aërokarpie zur Amphikarpie und endlich zur Geokarpie gekommen sind. Dafür spricht der Umstand, daß man amphikarpe Pflanzen experimentell in aërokarpe verwandeln kann, wie Grimbach (28) bei Cardamine chenopodifolia zeigte, und daß man geokarpe experimentell zu amphikarpen machen kann, wie oben für Trifolium subterraneum und Kerstingiella geocarpa gezeigt wurde, und wie es Pampaloni (13) bei Morisia hypogaea ausführte. Den ältesten Typ stellt Arachis hypogaea dar, bei ihr ist die Eigenschaft der Geokarpie so festgelegt, daß eine Bildung oberirdischer Früchte unmöglich ist, da alle Fruchtknoten, die den Erdboden nicht erreichen, absterben.

Halle a. S., Botanisches Institut.

Literaturverzeichnis.

1. Treviranus, Amphikarpie und Geokarpie. Bot. Zeitg. 1863.
2. Huth, Über geokarpe, amphikarpe und heterokarpe Pflanzen. Abh. aus dem Gesamtgeb. d. Naturwiss. Bd. 8, 1891.
3. Bureau, Sur un figuier à fruits souterrains. Journ. de Bot. 1888.
4. Lindman, Einige amphikarpe Pflanzen der südbrasilischen Flora. Ofersigt af Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1900.
5. Harms, Über Geokarpie bei einer afrikanischen Leguminose. Sitzungsber. der Deutsch. Bot. Ges. 1908.
6. Huth, Heteromerikarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung. Abh. aus dem Gesamtgeb. d. Naturw. 1895.
7. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.
8. Stockton-Pettit, Arachis hypogaea. Memoirs of the Torrey Botanical Club Bd. 4, 1895.
9. Richter, Beiträge zur Biologie von Arachis hypogaca. Diss. Breslau 1899.
10. Van der Wolk, Researches concerning geocarpy. Publications sur la Physiol. Végétale. Nimègue 1914.
11. Gibelli e Belli, Rivista critica delle Specie di Trifolium italiane. Memorie delle Reale Accad. d. Scienze di Torino 1893.
12. Karsten, G., Notizen über einige mexikanische Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1897.
13. Pampaloni, Osservationi sui fenomeni di geocarpismo nella Morisia hypogaea. Nuovo Giornale Bot. Ital. 1897.
14. Harms, Leguminosen, in Engler, Pflanzenwelt Afrikas III, 1. Berlin 1915.
15. Engler, Pflanzenwelt Ost-Afrikas, Teil B. Berlin 1895.
16. Kurtz, Über Arachis hypogaea. Verhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. Berlin 1875.
17. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1904, III. Bd., 1. Teil.
18. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Zentralblatt 1904.
19. Didrichsen, Noget om den Saakaldte Jordnot, Arachis hypogaea. Botanisk Tidsskrift 1866.
20. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1915.
21. Mattirolo e Buscalioni, Ricerche anatomo-fisiologiche sui tegumenti seminali delle Papilionacee. Mem. Reale Accad. d. Scienze di Torino Ser. II, Bd. 42, 1892.

22. Chevalier, Compt. rend. Acad. Paris 1910.
23. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien III, 3.
24. Warming, Über Trifolium subterraneum. Sitzungsber. d. Bot. Ges. zu Stockholm 1883. Ref. Bot. Zentralblatt 1883.
25. Glaab, Beobachtungen über die Entwickelung des Blüten- und Fruchtstandes von Trifolium subterraneum. Deutsche Bot. Monatsschrift 1890.
26. Roß, Movimento carpotropico nel Trifolium subterraneum. Malpighia 1891.
27. Belli, Sui rapporti sistematico-biologici del Trifolium subterraneum L. cogli affini del gruppo Calycimorphum Presl. Malpighia 1892.
28. Grimbach, Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster 1913.
29. v. Mohl, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeitg. 1863.
30. Rößler, Beiträge zur Kleistogamie. Flora 1900.
31. Baillon, Sur l'émission des tubes polliniques des Helianthemum. Adansonia 1862.
32. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien III, 1b.
33. Baillon, Histoire des plantes IV, 1873.
34. Goebel, Organographie der Pflanzen I, 2. Aufl. Jena 1913.
35. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen 1899 und Ergänzungsband 1908.
36. Buscalioni e Muscatello, L'origine di alcune pianti a frutti sotterranei (geocarpiche). Boll. Accad. Catania 1910.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel IX.

Fig. 1. Arachis hypogaea. Unterer Teil der Pflanze mit verschiedenen Fruchtstadien. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 2. Arachis hypogaea. Im Klinostaten an horizontaler Achse gedrehte Pflanze mit geradeaus gewachsenem Gynophor. $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 3. Arachis hypogaea. Im horizontal gelegten Topf geradeaus gewachsene Frucht. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 4. Arachis hypogaea. Im Klinostaten an horizontaler Achse gedrehte Pflanze mit geradeaus gewachsener Frucht. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 5. Kerstingiella geocarpa. Pflanze mit verschiedenen Fruchtstadien. $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 6. Trifolium subterraneum. Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung des Fruchtstandes. Nat. Gr.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

Lebenslauf.

Ich, Karl Erich Theune, Sohn des Königlichen Zollassistenten Andreas Theune, preußischer Staatsangehöriger, evangelischer Konfession, wurde am 2. Mai 1884 in Pfaffendorf (Kreis Beeskow-Storkow) geboren. Nach dem Besuch der Volksschulen zu Bad Cudowa, Rothwasser bei Görlitz und Arneburg und der Bürgerschule zu Magdeburg-Buckau war ich von 1898 bis 1901 Schüler der Seminar-Präparande und bis 1904 des Kgl. Lehrerseminars in Barby. Von 1904 bis 1906 wirkte ich als Schulamtskandidat an der Volksschule zu Schartau bei Magdeburg und legte im Sommer 1906 die zweite Lehrerprüfung ab. Von Oktober 1906 bis September 1907 genügte ich meiner Militärpflicht beim Fußartillerie-Regiment 4 in Magdeburg. Danach wurde ich als Lehrer an der Volksschule zu Leitzkau angestellt und 1908 als Präparandenlehrer nach Weißenfels berufen. Im Sommer 1910 bestand ich in Magdeburg die Prüfung für Mittelschullehrer und Ostern 1913 nach privater Vorbereitung die Reifeprüfung an der Oberrealschule zu Weißenfels. Vom W.-S. 1911/12 an studierte ich in Leipzig Naturwissenschaften und vom S.-S. 1913 bis W.-S. 1915/16 in Halle Naturwissenschaften und Mathematik. Vom 1. April 1916 an bin ich Assistent am Botanischen Institut der Universität Halle.

Während meiner Studienzeit nahm ich teil an den Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten:

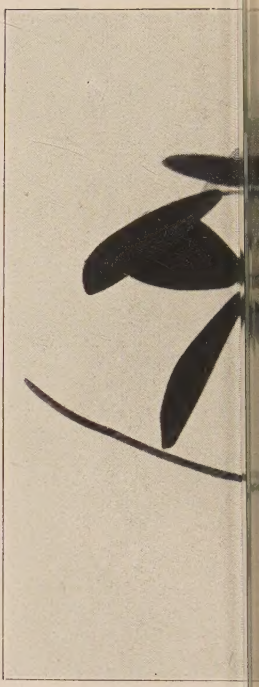
in Leipzig: *Barth, Brahn, Chun †, Hantzsch, Pfeffer, Wiener, Wundt;*

in Halle: *Bruel, Dorn, Eberhard, Fries, Gutzmer, Haecker, Japha, Karsten, Krueger, Menzer, Pringsheim, Ruhland, Schmidt, Scupin, Vorländer, Walther, Wangerin, von Wolff.*

Allen meinen akademischen Lehrern bin ich für die vielfachen Anregungen zu großem Danke verpflichtet. Besonders meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professer Dr. G. Karsten, der mich zu dieser Arbeit anregte und mir mannigfache Unterstützung während ihrer Ausführung zuteil werden ließ, spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

Fig. 1



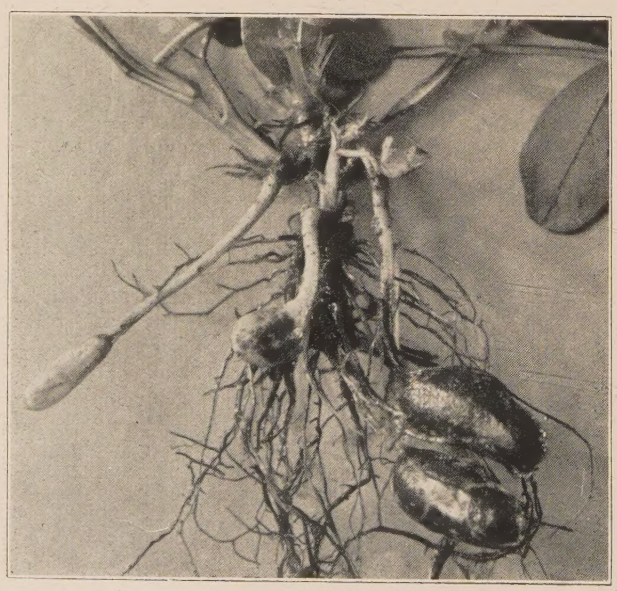


Fig. 4

Fig. 5

phot. E. Theune.

Fig. 1—4 Arachis hypogaea, Fig. 5 Kerstingiella

2

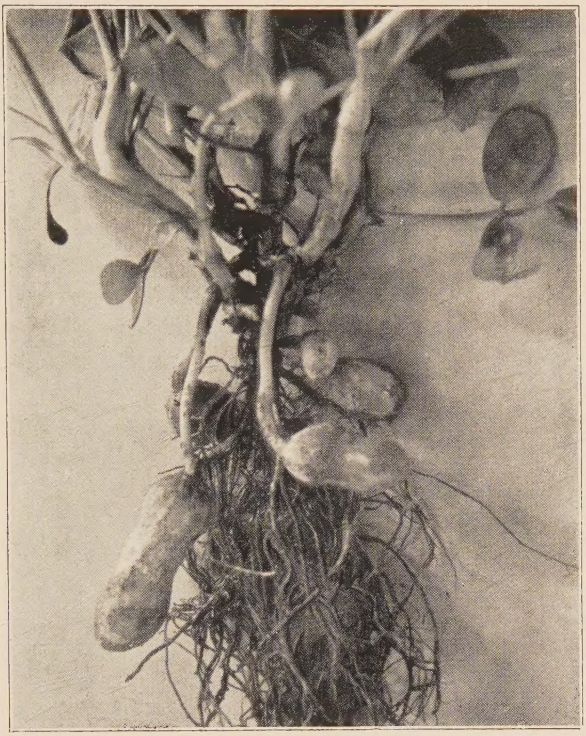


Fig. 3

Fig. 6

ocarpa, Fig. 6 Trifolium subterraneum.

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig.